SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Band 38, Hefte 1—4, 1987 ISSN 0006-7172

Vom Band 38, 1987, erschienen

Heft 1 (p. 1– 72)	**24. April 1987**
Heft 2 (p. 73–152)	**29. Juli 1987**
Heft 3 (p. 153–272)	**21. Oktober 1987**
Heft 4 (p. 273–376)	**30. November 1987**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006–7172

Inhalt des 38. Bandes

Bezzel, E.: Verbreitung und Dynamik von Haus- und Feldsperling (*Passer domesticus, P. montanus*) am bayerischen Nordalpenrand 9
Böhme, W. & B. Schneider: Zur Herpetofaunistik Kameruns (III), mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae) 241
Busse, K.: Karl Heinz Lüling (1913—1984) und seine Veröffentlichungen 361
— & H. Campos: Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like forms from Chile (Pisces: Galaxiidae) 299
Campos, H., siehe Busse, K.
Classen, H., siehe van den Elzen, R.
Dieterlen, F.: Neue Erkenntnisse über afrikanische Bürstenhaarmäuse, Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia) 183
Dippenaar, N. J., siehe Hutterer, R.
van den Elzen, R., H. Nemeschkal & H. Classen: Morphological variation of skeletal characters in the bird family Carduelidae: I. General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses 221
Fritz, J. P. & F. Schütte: Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppel, 1835 aus der Arabischen Republik Jemen 47
— & —: Geckos der Gattungen *Ptyodactylus* und *Hemidactylus* aus der Arabischen Republik Jemen 115
Géry, J., siehe Mahnert, V.
Handwerk, J.: Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland 273
Holländer, R.: Observation of birds during winter in North Darfur, Sudan 209
Hutterer, R. & N. J. Dippenaar: A new species of *Crocidura* Wagler, 1832 (Soricidae) from Zambia 1
— & —: *Crocidura ansellorum*, emended species name for a recently described African shrew 269
—, E. Van der Straeten & W. N. Verheyen: A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical considerations on African Soricidae 155
Lampe, K.-H.: Zum Eiablageverhalten von *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Hym.: Ichneumonidae) 331
Lawson, W. J.: Systematics and evolution in the savanna species of the genus *Batis* (Aves) in Africa 19
von Lehmann, E.: Analyse einer subfossilen Rehpopulation aus NO-Bulgarien 107
Mahnert, V. & J. Géry: Deux nouvelles espèces du genre *Hyphessobrycon* (Pisces, Ostariophysi, Characidae) du Paraguay: *H. guarani* n. sp. et *H. procerus* n. sp. 307
McCarthy, C., siehe Schätti, B.
de Naurois, R.: Notes on *Dicrurus m. modestus* (Hartlaub) and remarks on the *modestus* and *adsimilis* groups of drongos 87
Nemeschkal, H., siehe van den Elzen, R.
Niethammer, J.: Das Streifenwiesel (*Poecilictis libyca*) im Sudan und seine Gesamtverbreitung 173
Peters, G.: Acoustic communication in the genus *Lynx* (Mammalia: Felidae) — comparative survey and phylogenetic interpretation 315
Prigogine, A.: Disjunctions of montane forest birds in the Afrotropical Region 195
Pschorn-Walcher, H.: Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae) 73
Roer, H.: Johann Friedrich Klapperich (1913—1987) 147
Röttger, U.: Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799) 95
Saiz Salinas, J. I.: Verzeichnis der Meeres-Nemertinen (Nemertini) von den iberischen Küsten und angrenzenden Meeren 129

Schätti, B. & C. McCarthy: Relationships of the snake genera *Pythonodipsas* Günther and *Spalerosophis* Jan (Reptilia, Colubridae) 265
Schneider, B., siehe Böhme, W.
Schütte, F., siehe Fritz, J. P.
Stüning, D.: Die Spanner der Gattungen *Spilopera* und *Pareclipsis* in Ostasien, mit Beschreibung einer neuen Art (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae)......... 341
Uhmann, G.: Anthiciden aus Namibia II (Coleoptera; Anthicidae).............. 59
Van der Straeten, E., siehe Hutterer, R.
Verheyen, W. N., siehe Hutterer, R.
Buchbesprechungen..65, 149, 271, 375
Hinweise für Autoren/Information for contributors............................ 71

Verzeichnis der neuen Taxa im 38. Band

Mammalia: Soricidae
  Crocidura ***anselli*** Hutterer & Dippenaar n. sp. 1
  Crocidura ***ansellorum*** Hutterer & Dippenaar nom. emend. 269

Mammalia: Muridae
  Kivumys Dieterlen n. subg. 193

Amphibia: Arthroleptidae
  Cardioglossa gratiosa ***peternageli*** Böhme & Schneider n. subsp. 249

Pisces: Characidae
  Hyphessobrycon ***guarani*** Mahnert & Géry n. sp. 307
  Hyphessobrycon ***procerus*** Mahnert & Géry n. sp. 311

Insecta: Anthicidae
  Notoxus ***longitarsus*** Uhmann n. sp. 59
  Notoxus ***macrophthalmus*** Uhmann n. sp. 61

Insecta: Geometridae
  Spilopera ***chui*** Stüning n. sp. 346

QL
1
B72Z
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
JUN 16 1987
LIBRARIES

Band 38, Heft 1, 1987 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 1—7	Bonn, März 1987

A new species of *Crocidura* Wagler, 1832 (Soricidae) from Zambia

R. Hutterer & N.J. Dippenaar

Abstract. A new species *Crocidura anselli* is described from the Northwestern Province of Zambia. It is a chocolate-brown species, in size comparable to *C. fuscomurina*, but with a unique combination of external and cranial characteristics that readily distinguish it from other small species of African *Crocidura* such as *ludia*, *niobe* and *bottegi*.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Crocidura anselli* n. sp., Zambia.

Introduction

The taxonomy and distribution of the mammals of Zambia, including the Soricidae, have been well documented particularly by W. F. H. Ansell (e.g., 1960, 1978). During an extensive survey, under his guidance, of the mammals of that country, three small dark-brown *Crocidura* specimens were collected in the Northwestern Province by P. D. H. Ansell in 1973. These specimens are listed as "*Crocidura* sp. indet." by W. F. H. Ansell (1974: 5), who mentions that J. A. J. Meester (*in litt.*) had informed him that they differ from *Crocidura bicolor* Bocage, 1889 (a name antedated by *C. fuscomurina* [Heuglin, 1865], *fide* Hutterer, 1983), the only *Crocidura* species of comparable size that occurs in Zambia. The three specimens were subsequently labelled "*Crocidura* cf. *ludia*" by N.J.D.

Reexamination of the specimens in the light of Hutterer's (1983) revision of *C. fuscomurina* convinced us that they represent yet another undescribed species of African *Crocidura*.

The type series is deposited in the Livingstone Museum, Livingstone, Zambia (NMZ, holotype, one paratype) and the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, England (HZM, one paratype). For comparisons we used material from the British Museum (Natural History), London (BM), the United States National Museum, Washington (USNM), the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, the Naturhistorisches Museum, Basel, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, the American Museum of Natural History, New York, the Transvaal Museum, Pretoria, and the Museum Alexander Koenig, Bonn.

External measurements were taken from specimen labels or from the study skins, and skull measurements with callipers and a Wild Stereo microscope. Most of the measurements used in this report were defined and figured by Dippenaar (1977).

Crocidura anselli n. sp.

Holotype: NMZ 3675, skin and skull of an adult male, collected by P. D. H. Ansell, 5 August 1973; field number PDHA 339. Condition good, except for a patch without fur on underside of skin and a piece of bone broken out of the occipital region of skull.
Type locality: Kasombu Stream (= Isombu River, *fide* Ansell, 1978: 105) 4100 ft. (11° 16' S, 24° 06' E), Mwinilunga District, Zambia.

Paratypes: HZM, A.793, adult female, same data as holotype; NMZ 3674, adult male, Nyansowe Stream, 4000 ft. (12° 13' S, 25° 32' E), Solwezi District. Both preserved as skins and skulls.

Diagnosis: Uniformly dark brown. Tail moderately long (80 % of HB) with low pilosity, i.e., long bristlehairs restricted to proximal 60 % of tail; close to *Crocidura ludia* Hollister, 1916, but smaller in all external and cranial measurements, and with a relatively wider braincase and maxillary region.

Measurements: Table 1.

Distribution: The species is known only from two localities in northwestern Zambia. It might occur in southern Zaire and eastern Angola.

Habitat: NMZ 3675 was caught in "Interior gallery forest".

Etymology: Named after W. F. H. Ansell, who has made significant contributions to our knowledge of Zambian mammals, and his son P. D. H. Ansell, the collector of the type series.

Description: *Crocidura anselli* is comparable in size to *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865) and *Crocidura bottegi* Thomas, 1898. In external appearance it is rather similar to *C. bottegi*: pelage and extremities are deep chocolate-brown, as are the outer surface ears and the tail. The underside is only slightly washed with greyish brown, most notable on the throat of the holotype, less so in the two paratypes. The proximal 44.7—58.5 % of the pelage are short, about 4 mm at mid-dorsum.

The skull (Fig. 1) is characterized by a broad and high-domed braincase, a short interorbital region, and a slender but rather deep rostrum. The shape of the condylar process of the mandible in posterior view (Fig. 2) is similar to that of *C. ludia*, but smaller.

The first upper incisor has a long, sharp tip; the posterior part of the tooth is large with a long cutting edge (Fig. 2). The first unicuspid is large and pointed, the second

Table 1: Measurements of the holotype and paratype of *Crocidura anselli* n. sp. In millimetres except where stated otherwise.

Measurement		NMZ 3674 ♂	NMZ 3675 ♂ holotype	NZM A.793 ♀
Head and body length	HB	58	58	56
Tail length	T	47	51	41
Hindfoot length (*s.u.*)	HF	11	12	10.5
Ear length	E	—	8	7.5
Pilosity of tail (%)		44.7	51.0	58.5
Weight in g		4.2	5	—
Condylo-incisive length	CI	17.7	17.6	16.8
Basal length	BL	15.9	15.6	15.1
Palatal length	PL	7.2	7.3	6.9
Greatest width	GW	8.4	8.3	8.0
Bimaxillary width	BW	5.5	5.5	5.5
Least interorbital width	LIW	4.2	3.9	4.1
Posterior median height	PMH	4.7	4.6	4.6
Upper toothrow length	UTRL	7.6	7.4	7.2
Lower toothrow lenght incl. I_1	LTRL	7.0	6.9	6.7
Width of M^3	M^3 -W	1.20	1.20	1.20
Length of M^3	M^3 -L	0.64	0.64	0.60

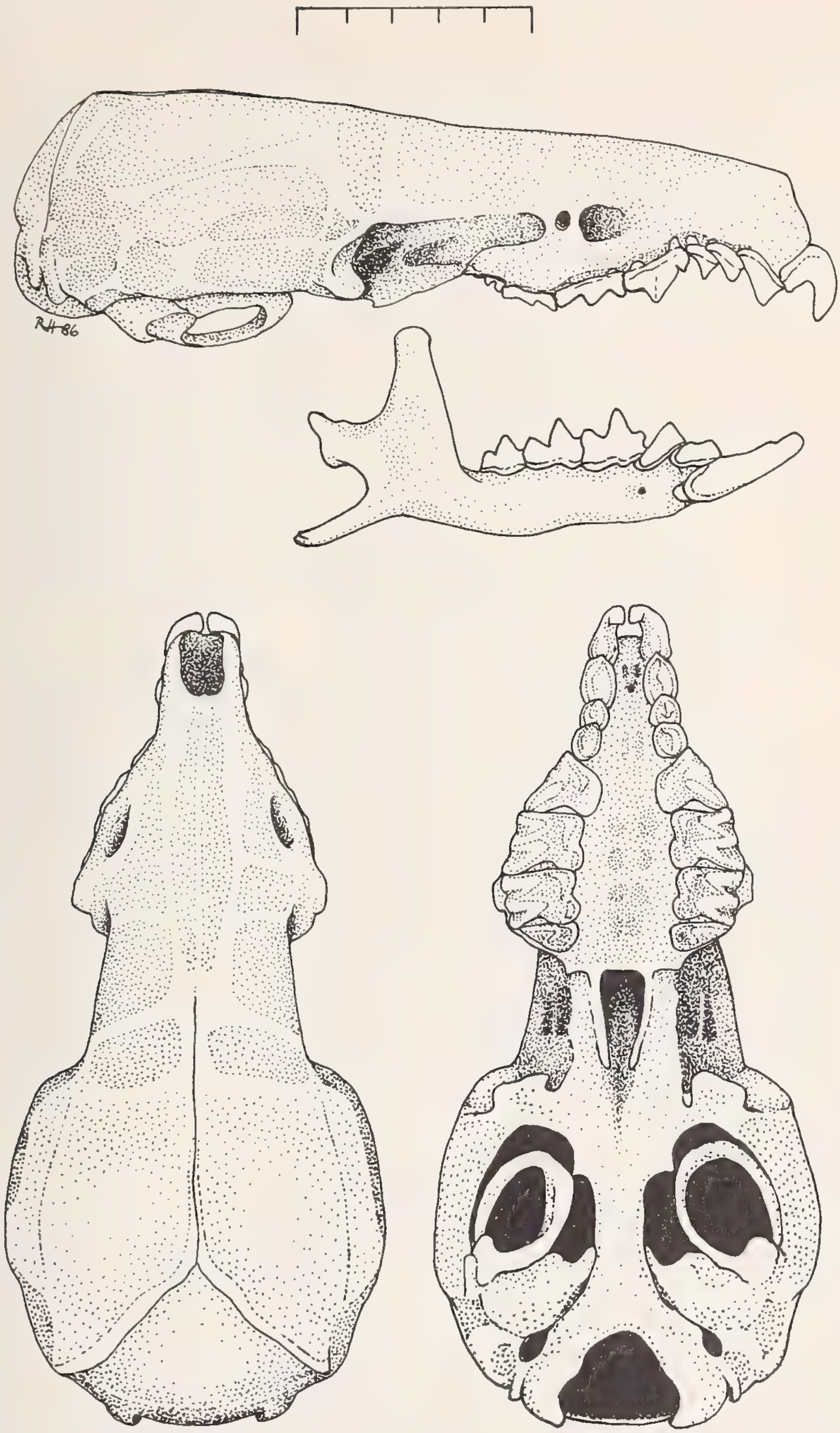


Fig. 1: *Crocidura anselli* n. sp.: skull of holotype (NMZ 3675) in lateral, dorsal, and ventral view. Scale in millimetres.

and third are subequal in size, all three unicuspids having a well-developed cingulum. The parastyle of the upper premolar is low and closely attached to the tooth; the talon of P^4 lingually expands beyond the margins of the first and second molar. The third upper molar is medium-sized. The lower incisor has a rounded tip and a slightly undulated cutting surface. The second lower incisor is bicuspid. The lower premolar (P_4) has a metaconid on the posterolingual ridge. The third lower molar shows traces of an entoconid ridge, as noted by Ansell (1974).

Comparisons: Differences between species of "pygmy shrews" are often subtle and correct identification may require the examination of both external and cranial characters. We list here the species that are similar to or might be confused with the new species. Only one of them is known to occur in the same area.

Crocidura fuscomurina, which occurs widely in Zambia (see Ansell, 1978: map 15), is distinguished from *C. anselli* by its bicoloured appearance, its pale, often thick tail with high pilosity (usually 60–80 %). The skull is flatter and narrower (PMH = 4.2 mm, GW = 7.9 mm in the holotype of *C. fuscomurina*; PMH = 4.6–4.7 mm, GW = 8.0–8.4 mm in *C. anselli*) and the rostrum is more slender and flat. There are also differences in the dentition. The first upper incisor of *C. fuscomurina* is shorter, the unicuspid teeth are less pointed, and the parastyle of the fourth upper premolar is set apart, not closely attached to the tooth.

Crocidura bovei Dobson, 1888, a species known only from the type series from Vivi and Kwako, Zaire, and Luanda, Angola, may be a subspecies of *C. fuscomurina*, taking into consideration specimens in the Naturhistorisches Museum Basel that agree with Dobson's description. The species was described as having a silvery grey belly, and the published measurements do not differ from those of *C. fuscomurina*. The name *Crocidura bovei* was not considered by Hutterer (1983) in his revision of *C. fuscomurina*.

Crocidura elgonius Osgood, 1910, occurs in montane areas of western Kenya and northeastern Tanzania (Honacki *et al.*, 1982). It is distinguished from *C. anselli* by its greyer pelage, higher pilosity of the tail (holotype = 75 %), and by consistently smaller skull measurements (CI = 16.1–17.1 mm, BW = 4.6–5.2 mm, GW = 7.2–7.6 mm, PMH = 3.7–4.1 mm, UTRL = 6.5–7.0 mm; n = 6; cf. Table 1. The first upper incisor does not show a similarly long cutting edge on the posterior part of the tooth as in *C. anselli* (Fig. 2). Also, in posterial view the condylar process of the mandible is smaller.

Crocidura bottegi is known from forested areas in Ethiopia, northern Kenya and some parts of West Africa (Honacki *et al.*, 1982). In colouration and the low pilosity of the tail (holotype = 10 %) it is comparable to *C. anselli*, but it is smaller in all external (T = 29–34 mm, HF = 9 mm; n = 8) and cranial measurements (CI = 15.1–16.3 mm, GW = 6.5–7.6 mm, UTR = 6.3–7.1 mm; n = 10). Other differences include the shape of the first upper incisor (Fig. 2), the large and complex third upper molar, L-shaped condylar process (Fig. 2), and the rounded braincase of *C. bottegi*.

Crocidura ludia is known only from the holotype from Medje, northeastern Zaire, and two additional specimens in the USNM from Tandala, northwestern Zaire. The species was included in *C. dolichura* Peters, 1876, by Heim de Balsac & Meester (1977) but it differs in colour (reddish brown versus greyish brown), tail characteristics (short and partly hairy versus long and naked) and size of the skull (small versus large).

Crocidura ludia is similar to *C. anselli* but differs in its larger external (T = 60—64 mm, HF = 12—14 mm; n = 3) and cranial (CI = 18.2—19.0 mm, PMH = 5.4—5.5 mm, UTRL = 8.1—8.3 mm; n = 3) measurements, although two width measurements (BW = 5.4—5.5 mm, GW = 8.1—8.3 mm) are similar, indicating that the skull of *C. ludia* is more compressed laterally than in most species of the *C. dolichura* species group. Also, the teeth, e.g., the first upper incisor (Fig. 2) and the condylar process of the mandible of *C. anselli and C. ludia* are similar but differ in size. *Crocidura ludia* is a species of the tropical lowland forest of northern Zaire.

Crocidura niobe Thomas, 1906, is with certainty known only from the Ruwenzori and Kivu mountains in eastern Zaire (Dieterlen & Heim de Balsac, 1979). It is a dark reddish brown to dark brownish-grey shrew with long bristlehairs restricted to the proximal third of the tail. In external and cranial measurements it is similar to *C. ludia*, but the skull is less compressed laterally. From *C. anselli*, *C. niobe* differs in its larger external (T = 57—60 mm, HF = 13—14 mm; n = 4) and cranial measurements (CI = 18.6 mm, n = 1; UTRL = 7.9—8.4 mm, n = 3).

Other species such as *Crocidura phaeura* Osgood, 1936, from Ethiopia or the widely distributed *Crocidura hildegardeae* Thomas, 1904, have considerably larger skulls.

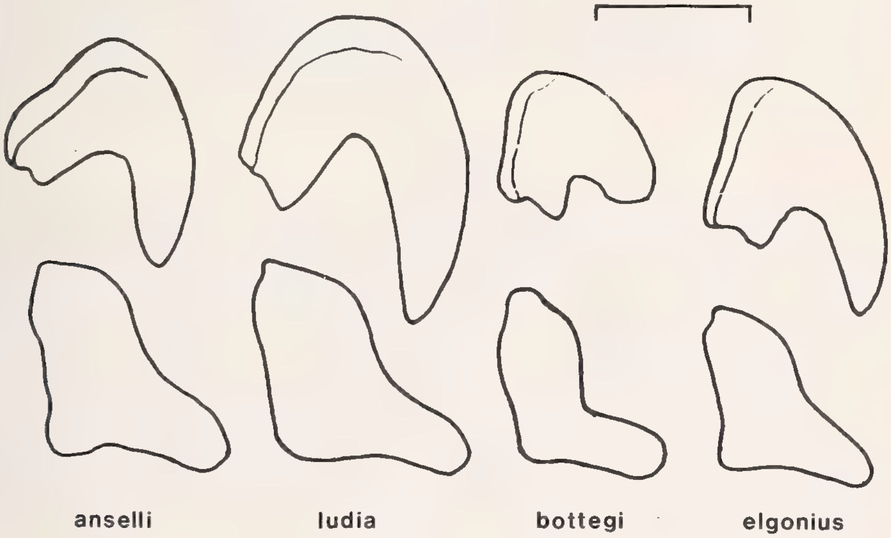


Fig. 2: First upper incisor in lateral view, and posterior surface of the condylar process of the mandible, in *Crocidura anselli* n. sp. (NMZ 3675, holotype); *C. ludia* (USNM 537685), *C. bottegi* (BM 98.2.5.6, paratype) and *C. elgonius* (BM 10.4.1.47, holotype). Scale = 1 mm.

Relationships: It is not possible to assign *Crocidura anselli* to a certain species group because it exhibits a somewhat enigmatic mixture of characters found in *C. bottegi* on one hand and *C. ludia*, as part of the *C. dolichura* species group, on the other hand. Both are members of the African forest fauna and must be considered as possible sister taxa of *C. anselli*. Before the discovery of the type material of *C. anselli* in 1973, nothing comparable had been found in Africa south of central Zaire.

It is possible that further collecting in northeastern Angola and southern Zaire will reveal further records, either of *C. anselli* or another species that may link *C. anselli* with one or the other species mentioned above. We hypothesize that *C. anselli* is a southern representative of the central African forest fauna, and that resemblances between *C. anselli* and *C. fuscomurina* are superficial and due to similarities in size.

Acknowledgements

We are most grateful to Mr W. F. H. Ansell, Trendrine, Cornwall, upon whose inquiries this study was undertaken and who also arranged the loan of the type series. Mr S. M. Siachoono, Livingstone Museum, Livingstone, Zambia, and Dr. D. L. Harrison, Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, kindly let us have the type material on loan and allowed us to describe it. The curators and staff members of the museums mentioned in the introduction have repeatedly assisted us in our studies. Thanks are also due to Mr R.J. Dowsett, former keeper of Natural History at Livingstone Museum, who organized the 1973 expedition to north-western Zambia.

Zusammenfassung

Eine neue Spitzmaus, *Crocidura anselli*, wird nach Material aus der nordwestlichen Provinz Zambias beschrieben. Es handelt sich um eine kleine schokoladenbraune Art, in der Größe vergleichbar mit *C. fuscomurina*, die sich jedoch durch eine charakteristische Kombination von äußeren Merkmalen und von Schädelmerkmalen von anderen afrikanischen *Crocidura* wie *ludia*, *niobe* und *bottegi* unterscheidet. Es wird vermutet, daß es sich bei *C. anselli* um eine randständige Reliktform der zentralafrikanischen Regenwaldfauna handelt.

References

Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. — Government Printer, Lusaka.
— (1974): Some mammals from Zambia and adjacent countries. — Puku, Suppl. 1: 1—49.
— (1978): The mammals of Zambia. — The National Parks & Wildlife Service, Chilanga.
Dieterlen, F. & H. Heim de Balsac (1979): Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (Soricidae) des Kivu-Gebietes. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 241—287.
Dippenaar, N. J. (1977): Variation in *Crocidura mariquensis* (A. Smith, 1844) in southern Africa, Part 1 (Mammalia: Soricidae). — Ann. Transv. Mus. 30: 163—206.
Dobson, G. E. (1888): Description of a new species of the genus *Crocidura* in the collection of the Genoa Civic Museum. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova (2)5: 425—426.
Heim de Balsac, H. & J. Meester (1977): Order Insectivora. In: J. Meester & H. W. Setzer (Eds.), The mammals of Africa: an identification manual. Part 1: 1—29. — Smithsonian Institution, Washington D.C.
Heuglin, T. von, (1865): Weitere Einsendungen an die Kaiserl. Leopold.-Carol. Deutsche Akademie der Wissenschaften, mit zoologischen Notizen aus Afrika. — Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol. 32: 32—36.
Hollister, N. (1916): Shrews collected by the Congo expedition of the American Museum. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 57: 663—679.
Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world. — Allen Press & ASC, Lawrence.
Hutterer, R. (1983): Taxonomy and distribution of *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865). — Mammalia 47: 221—227.
Osgood, W. H. (1910): Two new African shrews. — Ann. Mag. nat. Hist. (8)5: 369—370.
— (1936): New and imperfectly known small mammals from Africa. — Field Mus. nat. Hist. Zool. Series 20(21): 217—256.
Peters, W. (1876): Über die von dem verstorbenen Professor Dr. Reinhold Buchholz in Westafrika gesammelten Säugethiere. — Monatsb. K. Preuss. Akad. Wiss. , Berlin: 469—485.

Thomas, M. R. O. (1898): On the mammals collected during Captain Bottego's last expedition to Lake Rudolf and the upper Sobat. — Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria (2)18: 676—679.
— (1904): On shrews from British East Africa. — Ann. Mag. nat. Hist. (7)14: 236—241.
— (1906): Descriptions of new mammals from Mount Ruwenzori. — Ann. Mag. nat. Hist. (7)18: 136—147.

Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-5300 Bonn 1, West Germany; Dr N. J. Dippenaar, Transvaal Museum, P. O. Box 413, Pretoria, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 9—18	Bonn, März 1987

Verbreitung und Dynamik von Haus- und Feldsperling (*Passer domesticus, P. montanus*) am bayerischen Nordalpenrand

Einhard Bezzel

Abstract. In the Werdenfelser Land (southern Bavaria) the House Sparrow has enlargened its range between 1966 and 1985. The population, however, does not seem to have considerably increased. In lowland areas the number of breeding sites at ± isolated houses decreased due to changes in agricultural techniques and closure of refuse tips. As a whole the density seems to be lower than in areas with intensive agriculture in the lowlands of Central Europe. Food shortage might be responsible for very sharp distribution limits and for seasonal fluctuations within marginal populations. The Tree Sparrow is restricted to a relatively small section of the lowlands; there its population has increased presumably due to nestboxes and cultivation of maize. The population dynamics of both species should be studied with respect to present fundamental changes in the structure of human settlements as well as in the techniques of agriculture.

Key words. Aves, *Passer domesticus, P. montanus,* altitudinal distribution, abundance, fluctuation, long-term study, man-made landscape.

Einleitung

Durch seine strenge ganzjährige Bindung an menschliche Siedlungen als Koloniebrüter mit oft sehr kleinem Schwarmareal hat der Haussperling ein unter den mitteleuropäischen Passeriformes einmaliges Siedlungs- und Dispersionsmuster. Im Vergleich zur Größe des besiedelten Areals außergewöhnlich hohe lokale Dichten und bei unveränderten Bedingungen besonders konstante Verteilung der Brutplätze von Jahr zu Jahr sind typische Merkmale (Bezzel 1982a + b, 1983). Größere Lücken in der Verbreitung entstehen u. a. in waldreichen Mittelgebirgen und in den Alpen. Wie sich die nicht unerheblichen Veränderungen in der Struktur menschlicher Siedlungen und der Landwirtschaft auf Verbreitung und Bestand auswirken, ist noch kaum untersucht. Haus- und Feldsperling sind aus diesem Grund besonders interessante Untersuchungsobjekte im Zusammenhang mit dem gegenwärtigen tiefgreifenden Strukturwandel sowohl im städtischen Siedlungsbereich als auch in der Agrarlandschaft.

An Randzonen des für den Haussperling besiedelbaren Areals machen sich Änderungen von Ausdehnung und Charakter menschlicher Siedlungen und Änderungen in der Landbewirtschaftung am auffälligsten bemerkbar. Fallbeispiele (Bezzel 1985a + b) ergeben im einzelnen eine über viele Jahre hinweg erstaunlich lokale Verbreitungsgrenze einerseits, lebhafte Dispersionsdynamik und damit auch Abhängigkeit von Verbreitungsschwerpunkten andererseits. Insgesamt lassen sich daraus aber nur sehr bedingt Auswirkungen der rasch zunehmenden Zersiedlung der Alpentäler und verkehrsgünstiger Gebiete des Alpenvorlandes auf Verbreitung und Bestand des Haussperlings erkennen. Die hier dargestellten Ergebnisse 20jähriger Beobachtungen aus dem Werdenfelser Land (Landkreis Garmisch-Partenkirchen und Umgebung, Oberbayern) zeigen, daß sich das vom Haussperling besiedelte Gebiet zwar etwas ausgeweitet hat, der Bestand aber insgesamt im Augenblick sich kaum nennenswert zu vergrößern scheint. Die Verbreitung des Feldsperlings erreicht an den bayerischen Nordalpen normalerweise bereits vor dem Alpenfuß seine Grenze. Die Art zählt in den Tälern zu den ausgesprochen seltenen und oft nur sehr unregelmäßig auftretenden Arten. Im Werdenfelser Land hat sich der Bestand durch Anbringung von Nistkästen etwas vergrößert; die dauerhafte Ansiedlung in den Alpentälern scheint aber nicht möglich zu sein.

Untersuchungsgebiet, Methodik

Das Untersuchungsgebiet umfaßt 1440 km² und reicht von der bayerisch-Tiroler Grenze im Süden (Mittenwald, Wettersteingebirge) bis etwa auf die Höhe Bad Tölz—Murnau—Steingaden im Norden. Das Gebiet hat an folgenden Naturräumen Anteil: Voralpines Hügel- und Moorland im Norden, Bayerische Voralpen im Zentrum, Nördliche Kalkalpen im Süden. Das Vorland liegt etwa 600 m über NN, die Talböden 700 bis maximal knapp 1000 m über NN (Abb. 1). Die landwirtschaftliche Nutzung ist z. T. zurückgegangen. Im Bereich der Alpen besteht sie nur aus Grünlandwirtschaft; im Vorland findet sich gebietsweise heute auch Futtermaisanbau (nähere Beschreibung Bezzel & Lechner 1978).

1966—1973 wurde auf der Grundlage des Gauß-Krüger-Gitternetzes (Gesamtfläche 1440 km²) eine Kartierung aller Brutvögel durchgeführt. 1974—1985 ist ein großer Teil dieser Gitternetzflächen von je 1 km² erneut aufgesucht und kontrolliert worden (Veröffentlichung aller Rasterkarten bis 1977 s. Bezzel & Lechner 1978). 1985 wurden alle vom Haussperling besiedelten oder nach der Karte als Brutplatz möglichen Planquadrate nochmals aufgesucht und kontrolliert, beim Feldsperling nur ein Teil der besiedelten Quadrate (Ergebnisse Abb. 1, 4). Das Mindestprogramm der Erhebungen umfaßte die Feststellung der Art und darüberhinaus ungefähre Häufigkeitsschätzungen.

Jahresdynamik der Dispersion wurde 1980/83 durch Erhebungen auf 113 Planquadraten der Talböden und des Vorlandes ermittelt. Jedes Quadrat wurde innerhalb dieses Untersuchungszeitraumes von 3 Jahren einmal in jedem Monat des Jahres 30 Minuten kontrolliert. Erfaßt wurden Anwesenheit und ungefähre Häufigkeit aller Arten.

Die Rasterkartierung der Brutvögel und die Erhebungen zur Jahresdynamik entsprechen also in der Methodenübersicht von Verner (1985) den Methoden 1 und 2 (nominal scale, ordinal scale). Absolute Zählungen wurden nur auf einzelnen Transekten in den letzten 5 bis 8 Jahren durchgeführt, sowie auf einigen kleineren Untersuchungsflächen. Auf dem Gelände um das Institutsgebäude wird seit dem 1. 5. 1966 nahezu täglich Artenbestand und ungefähre Bestandsgröße neben vielen anderen Einzelheiten kontrolliert (Bezzel 1985a + b).

Feldarbeiten wurden im wesentlichen von Mitarbeitern des Instituts durchgeführt. Besonderen Dank für Mitarbeiter bei der Auswertung der Ergebnisse und am Manuskript schulde ich Ute Engler sowie J. Fünfstück, F. Lechner und H. Schöpf.

Ergebnisse und Diskussion

Haussperling

Verbreitung und Bestand

Die Verbreitung des Haussperlings ist selbstverständlich ganz auf die von Menschen besiedelten Flächen beschränkt. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, liegen auch außerbrutzeitliche Beobachtungen nahe den Brutplätzen (Abb. 1). 1980—1985 waren mindestens 316 Planquadrate besiedelt. Dies entspricht einer Frequenz (= Verteilungsgrad; vgl. Witt 1985) von 21,9 % und damit genau dem Ergebnis von 1977 (Bezzel & Lechner 1978). Die Obergrenze der Brutverbreitung liegt etwa bei 1000 m, doch Einzelhöfe oder mehr oder minder isolierte Häusergruppen sind schon über 800 m

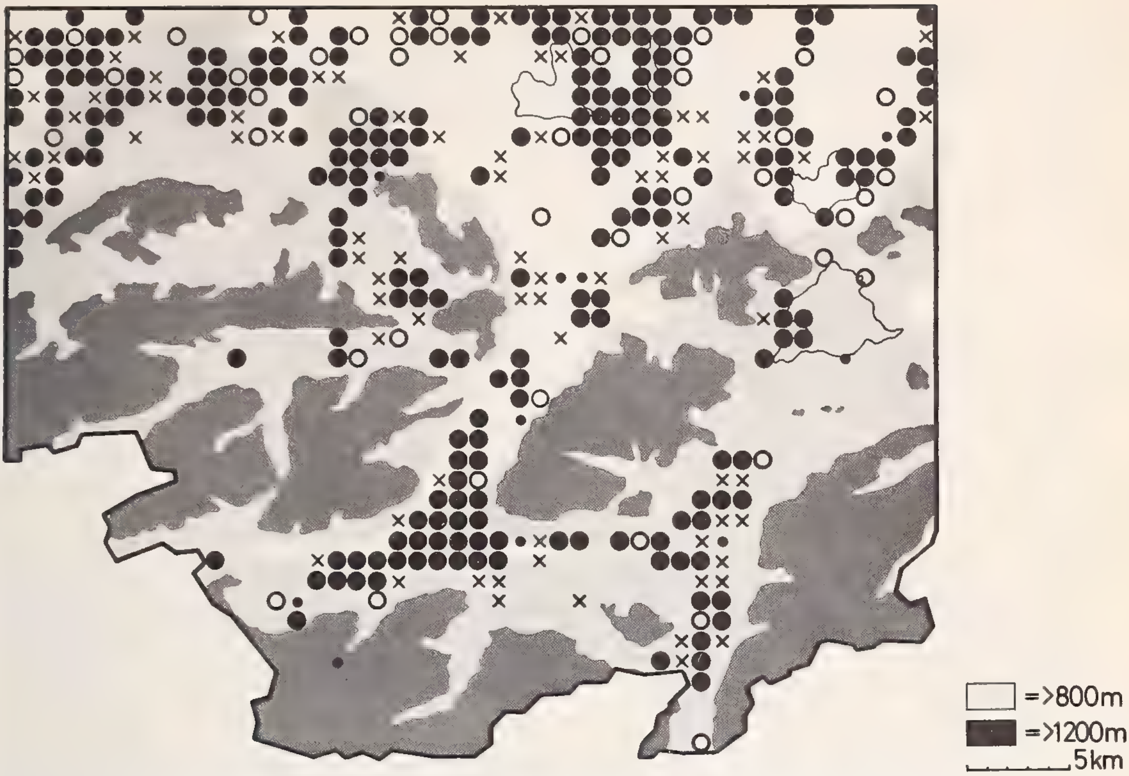


Abb. 1: Verbreitung des Haussperlings im Werdenfelser Land 1966—1985. ● = Brutvogel 1966/73 und 1974/85; ○ = nur Brutvogel 1966/73; x = nur Brutvogel 1974/85; • = Beobachtungen außerhalb der Brutzeit. — Distribution of the House Sparrow in the Werdenfelser Land 1966—1985. ● = breeding in 1966/73 and in 1974/1985; ○ = breeding only in 1966/73; x = breeding only in 1974/1985; • = not breeding.

nicht mehr besiedelt (vgl. Bezzel 1985 a + b). Unter 1000 m NN sind 43,7 % der Planquadrate vom Haussperling besiedelt, Quadrate ohne großen Waldanteil zu 93,2 %.

Von den 316 positiven Quadraten liegen 94 (= 30 %) vollkommen oder überwiegend im geschlossenen Ortsbereich und sind in der Regel von kopfstarken Kolonien bewohnt. Durch 84 (= 26,5 %) Quadrate verläuft der Ortsrand; ein mehr oder minder großer Teil der Fläche kommt für den Haussperling als Brutgebiet in Frage. 78 (= ca. 25 %) der Quadrate enthalten Weiler oder kleine Häusergruppen mit mehr oder minder isolierten, meist kleinen Kolonien, und auf 60 (= 19%) brüten einzelne Paare oder Kleinkolonien z. T. unregelmäßig an Einzelhäusern (vgl. z. B. Bezzel 1985 a).

Für die Siedlungsdichte im geschlossenen Ortsbereich können wir nur grobe Schätzungen anführen. Sie liegt im Mittel in den Dörfern des Vorlandes mit viel Landwirtschaft meist höher als im kleinstädtischen Siedlungsbereich und vor allem in Siedlungen der Alpentäler. Lockere Bauweise und vor allem von Haussperlingen nur lückenhaft besiedelte Neubau-Villenviertel (z. B. Bezzel 1985 a) bestimmen z. T. das Bild. Für Talsiedlungen ist eine mittlere Dichte von ca. 25 Paaren/100 ha zu schätzen, für Siedlungen im Vorland von etwa 30—40 Paaren/100 ha. Damit leben im geschlossenen Ortsbereich insgesamt etwa 2800—3000 Paare. Etwa 1200—1300 Paare kommen auf die Quadrate im Ortsrandbereich, und nicht mehr als 900—1000 Paare leben auf Quadraten mit isolierten Häusergruppen und Einzelhäusern. Möglicherweise ist letztere Zahl etwas zu hoch gegriffen. Ein mittlerer Gesamtbestand von 5000 mit einer Variationsbreite von 4000—6000 Paaren ist für das gesamte Untersuchungsgebiet realistisch, wenn auch natürlich nur eine ungefähre Größenordnung.

Bestandsdynamik

Ohne Zweifel hat der Haussperling vor allem in den Tälern etwa seit der Jahrhundertwende in Fortsetzung der Entwicklung der zweiten Hälfte des 19. Jh. mit dem Anwachsen bestehender Siedlungen und Erschließung neuer Baugründe an Areal gewonnen und sicher auch im Bestand erheblich zugenommen. Dies gilt auch für Ortschaften des Vorlandes, die im Zuge des Fremdenverkehrs mit Entwicklung von Zweitwohnsitzen schon relativ früh Wachstum aufwiesen (z. B. Murnau, Bad Kohlgrub, Saulgrub usw.), wohl kaum aber für überwiegend landwirtschaftlich geprägte Dörfer. Erschließungen in größeren Höhen, die vor allem seit 1960 enorme Veränderungen in der Struktur der Montanwaldstufe mit sich brachten, haben dagegen für den Haussperling kaum neue Siedlungsbereiche ergeben.

Historische Angaben sind außerordentlich spärlich. Um 1885 wird ausdrücklich auf das Fehlen des Haussperlings um Vorderriß (knapp außerhalb des Gebietes) hingewiesen (X. Jber. Ausschuß Beobachtungsstationen Deutschland); hier dürfte der Haussperling auch heute noch nicht brüten. Vom Ort Jachenau wird 1901 festgestellt, daß „die hier völlig unbekannten Vögel . . . erst seit einigen Sommern eingewandert” sind (Materialien III). Ende Juli, Anfang August 1926 traf Hoffmann (1927) in Urfeld, Walchensee und Krün den Haussperling „überall” an. In Krün und Wallgau ist die Art auch heute regelmäßiger und häufiger Brutvogel. In Urfeld wurden z. B. im Juni und Dezember 1969 sowie im Mai 1970 einige Haussperlinge von uns beobachtet, im Juli 1985 gab es jedoch dort keinen einzigen mehr. Die isolierte, heute im wesentlichen von einer großen Wohnanlage mit Hotelbetrieb bestimmte Häusergruppe scheint relativ ungünstige Bedingungen zu bieten, wie auch manch anderes modernes Ausflugs- und Fremdenverkehrszentrum (vgl. Bezzel 1985a, s. unten).

In den 20 Jahren von 1966—1985 traten an den Randbereichen menschlicher Siedlungen Verschiebungen ein, die sich zwar sicher nicht allzusehr auf den Gesamtbestand auswirken, wohl aber auf die Verteilung. Für 1966/73 ergaben sich 279 besiedelte Quadrate (Frequenz = 19,4 %). Um 1977 schätzen wir (Bezzel & Lechner 1978) insgesamt 3000—4000 Paare; eine gesicherte Zunahme der Gesamtbestände bis 1980/85 mit 4000—6000 Paaren (vgl. oben) ist daraus nicht abzuleiten, da es sich beide Male um sehr grobe Schätzungen handelt. Nicht unerhebliche Änderungen lassen sich jedoch an den Randbereichen des vom Haussperling besiedelten Gebietes feststellen (Tab. 1). Im Vorland hat die Zahl der positiven Quadrate mit Häusergruppen und an Ortsrändern hoch signifikant zugenommen, die Besiedlung von Quadraten mit Einzelhäusern dagegen signifikant abgenommen. In den Alpentälern ergibt sich dagegen eine schwach signifikante Zunahme von positiven Quadraten mit Einzelhäusern; eine Zunahmetendenz an Ortsrandbereichen ließ sich ebenfalls sichern. Die Entwicklung der Verteilung der Haussperlingsvorkommen an Einzelhäusern des Vorlandes ist signifikant ($P < 0{,}05$) verschieden von jenen der Häusergruppen und Ortsränder; ebenso sind Abnahme auf Quadraten mit Einzelhäusern im Vorland bzw. Zunahme auf entsprechenden Quadraten in Talböden statistisch gegeneinander schwach gesichert ($P < 0{,}05$, Chi^2-Test).

Diese Tendenzen lassen sich anhand von Umfragen und Einzelstichproben wie folgt erklären: Haussperlinge sind an Einzelhäusern im Vorland seit 10—15 Jahren z. T. als Folge der Aufgabe von Landwirtschaft oder zumindest der Kleintierhaltung und

Tabelle 1: Anzahl der vom Haussperling besiedelten Planquadrate (1 km^2) in Randbereichen 1966/73 bzw. 1974/85 im Vorland bzw. in den Tälern (vgl. Abb. 1). Chi^2-Test. — Number of squares (1km^2) with House Sparrows in marginal breeding sites 1966/73 resp. 1974/85; Vorland = lowlands; Täler = valleys.

	Einzelhäuser		Häusergruppen		Ortsrand	
Vorland						
1966/73	53	$P<0{,}005$	45	$P<0{,}001$	26	$P<0{,}01$
1974/85	39		61		39	
Täler						
1966/73	12	$P<0{,}05$	16	n. s.	25	$P<0{,}001$
1974/85	21		17		38	

Schließung von kleineren Müllkippen verschwunden. Mitunter sind Einzelhäuser als (z. T. nicht ständig bewohnte) Zweitwohnungen verkauft bzw. verpachtet. In den Tälern sind dagegen viele Einzelhäuser als landwirtschaftliche Neben- oder Zuerwerbsbetriebe und zudem oft als Ausflugslokale oder Pensionen mit Zimmervermietung zu allen Jahreszeiten erhalten geblieben. Außerdem hat sich an manchen Stellen der Grad der Isolation durch Waldrodung, Straßen- und Wegebau und damit verbundenem lebhaftem Publikumsverkehr (auch im Winter) verringert, wie natürlich auch der Abstand zu den größeren Siedlungen. Viele einzelne Häuser sind aber im Talbereich auch heute noch nicht regelmäßig besiedelt (vgl. Bezzel 1985a + b). Die Zunahme am Ortsrandbereich ist auf das Wachstum der geschlossen bebauten Zonen zurückzuführen. Im Vorland haben sich auch Weiler und isolierte Häusergruppen z. T. etwas vergrößert; durch Vergrößerung von Ortschaften ist auch hier z. T. der Abstand zu nächstgelegenen größeren Verbreitungszentren verringert worden. In Alpentälern dagegen wachsen solche isolierten Häusergruppen oberhalb der Talböden entweder aus Bauplatzmangel nicht weiter, oder sie liegen ohnehin außerhalb des regelmäßigen Siedlungsgebietes des Haussperlings (Bezzel 1985a + b). Durch Umwandlung in moderne Großhotels, zunehmende Asphaltierung offener Plätze und Wege sowie Beseitigung offener Abfallstellen sind in solchen Randzonen die Lebensbedingungen für den Haussperling schlechter geworden.

Durch die leichte Vergrößerung des Verbreitungsgebietes an den Randzonen einzelner Brutplätze hat sich 1980/85 gegenüber 1966/73 die Zahl der vom Haussperling besiedelten Quadrate im Vorland um 16 %, in den Tälern um 11 % vergrößert.

Saisonale Dynamik

Wie bereits gezeigt (Bezzel 1985a + b), kann der Haussperling am Rand seines Siedlungsgebietes an manchen Stellen nicht das ganze Jahr über existieren. Saisonale Ausweichbewegungen sind vor allem im Winter nötig, die sich allgemein als Kontraktionen in den Zentren und/oder an Stellen mit hohem Nahrungsangebot bemerkbar machen. Durch das Verschwinden offener Müllabladestellen sind in neuester Zeit manche Überwinterungsplätze aufgegeben worden. Winterflucht über geringe Distanzen sind an Randbereichen oder an mehr oder minder isolierten Kleinvorkommen zu beobachten, ebenso deutlich sommerliche Dispersionsphasen etwa von Juni bis August (Abb. 2, 3). Umgekehrt treten an günstigen, ganzjährig Nahrung liefernden Plätzen

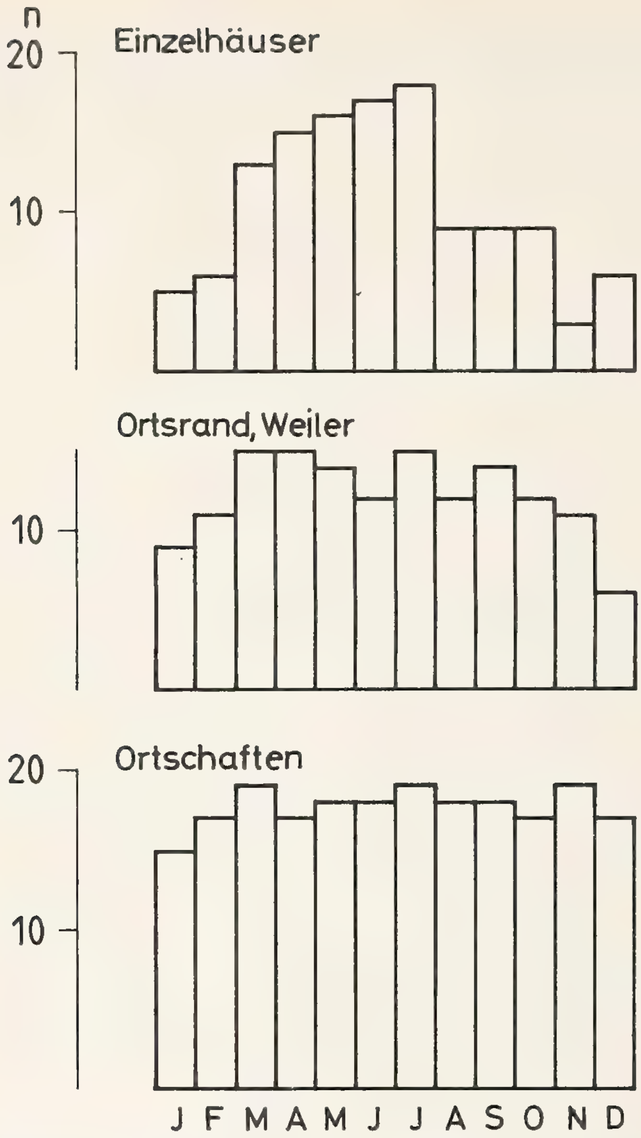


Abb. 2: Anwesenheit des Haussperlings auf n = 113 Planquadraten (1 km²) 1980/83 (je 30 min pro Monat kontrolliert). — Presence of House Sparrows in n = 113 squares (1 km²), checked 30 min per month in 1980/83. Einzelhäuser = only single houses; Ortsrand, Weiler = few houses; Ortschaft = within villages.

im Winter höhere Konzentrationen auf (Abb. 2b). Die Beobachtungen im Werdenfelser Land decken sich damit z. B. sehr gut mit den Ergebnissen der Rasterkartierungen im Schweizer Jura (Glayre & Magnenat 1984).

Diskussion

Die Befunde über die saisonale Dynamik lassen den Schluß zu, daß fehlendes Nahrungsangebot dem Haussperling vor allem im Talbereich Verbreitungsschranken in den Weg legt. Im Detail sind einerseits auffallende Stabilität von Besiedlungsgrenzen zu beobachten, andererseits aber auch lebhafte saisonale Dynamik und damit wahrscheinlich im Zusammenhang auch unregelmäßige Vorstöße über bisherige Besied-

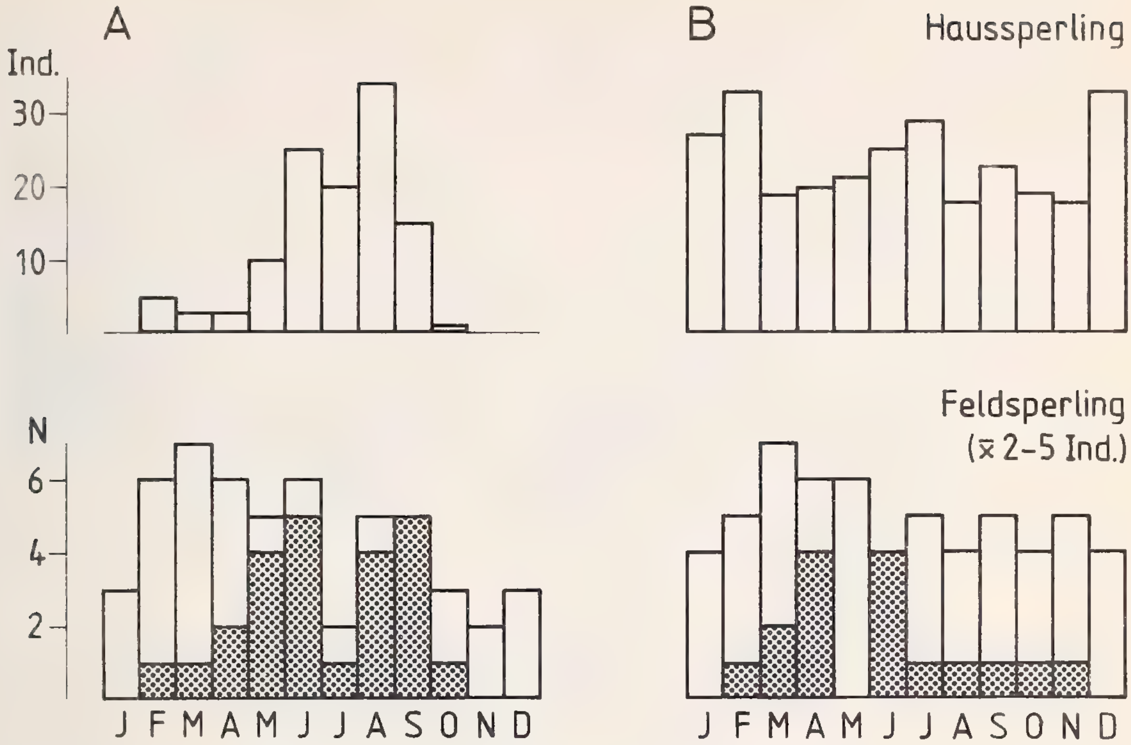


Abb. 3: Anwesenheit und Häufigkeit von Sperlingen auf 2 Linientransekten 1980—1985. A: Haussperling außerhalb besiedelter Orte im Vorland; oben: mittlere Individuenzahl pro positiver Kontrolle; unten: Zahl der negativen (weiß) und positiven (gerastert) Kontrollen. B: Brutgebiet im landwirtschaftlich genutzten Vorland. Haussperling: mittlere Individuenzahl pro Kontrolle; Feldsperling: Zahl der negativen (weiß) und positiven (gerastert) Kontrollen. — Presence and abundance of sparrows in two line transects 1980—1985. A: House Sparrow outside villages; above: average number of individuals per check; below: number of negative (white) and positive (hatched) checks. B: Breeding area on cultivated areas; above: House Sparrow, average individuals per check; below: Tree Sparrow, number of negative (white) and positive (hatched) checks.

lungsgrenzen hinaus in Randbereiche (Bezzel 1985 a + b, vgl. Abb. 2). Bei den in Abb. 1 angemerkten Vorkommen abseits von Brutgebieten außerhalb der Brutzeit handelte es sich allerdings meist nur um kurzfristiges Auftauchen einzelner Individuen.

In waldfreien Gebieten unter 1000 m ist die Frequenz des Haussperlings mit über 90 % durchaus mit den Ergebnissen von Gitternetzkartierungen dichter besiedelter Gebiete vergleichbar (z. B. Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983, Rheinwald u. a. 1984). Ähnlich lückenhafte Verbreitungsmuster über alle Habitate hinweg zeigt die Art aber nicht nur in waldreichen, sondern z. B. auch in großflächig landwirtschaftlich genutzten Gebieten mit offener Feldflur und einzelnen Dörfern (z. B. Reichholf 1978). Hier sind übrigens Einzelgehöfte trotz großer Haussperlingspopulationen in der Umgebung nicht immer regelmäßig besiedelt. So ergeben sich aus den Karten des Großraumes Bonn, daß nur rund 55 % der Quadrate mit Einzelgehöften von Haussperlingen besiedelt waren (Rheinwald u. a. 1984). Grobe Gitternetzkarten können das typische Siedlungsmuster dagegen kaum entsprechend wiedergeben, da auch in mitteleuropäischen Gebieten mit gestreuter Siedlungsweise rasch ein Frequenzwert von 100 erreicht wird (z. B. Bezzel u. a. 1980, Schifferli u. a. 1980, vgl. auch Kritik Verner 1985).

Die Siedlungsdichte scheint aber sowohl in den kleinstädtischen Orten des Vorlandes als auch in den Alpentälern wesentlich geringer zu sein als in dichter besiedelten Tieflandsräumen. Im Bodenseegebiet wird ein Mittel von >350 Paaren/100 ha für Siedlungen geschätzt (Orn. Arb. Gem. Bodensee 1983), im Raum Bonn in geschlossenen Ortschaften immerhin noch 90/100 ha (Rheinwald u. a. 1984). Nicht zuletzt wegen lückenhaft besetzter Villenviertel (z. B. Bezzel 1985a) und wohl auch wegen des weitgehenden Fehlens von Getreideanbau sind im Werdenfelser Land die mittleren Dichten viel niedriger anzusetzen. Es dürfte hier nur wenige Gebiete geben, in denen eine mittlere Dichte von >30—40 Brutpaaren/100 ha erreicht wird. So zählt im Werdenfelser Land im Gegensatz zu Artenspektren von mitteleuropäischen Tieflandsgebieten der Haussperling keineswegs zu den Vögeln mit größten Gesamtbeständen. Die geringe Siedlungsdichte macht sich auch darin bemerkbar, daß außerhalb der Brutzeit Haussperlingsschwärme von über 100 Individuen an Nahrungsplätzen zu den ausgesprochenen Seltenheiten zählen und seit Schließen der großen Müllkippen überhaupt nicht mehr beobachtet werden.

Feldsperling

Obwohl nicht alle besiedelten Quadrate nach 1980 noch einmal kontrolliert werden konnten, ist die Zunahme der positiven Quadrate im Nordostteil des Gebietes deutlich (Abb. 4). Wenn man auch die nur 1966/73 kontrollierten Quadrate berücksichtigt, ergibt sich für 1966/73 eine Frequenz von 3,4 %, für 1980/85 ein Wert von 5,2 %. Die Zahl der besiedelten Quadrate ist von 49 auf 75 angestiegen. Vergleicht man dagegen nur die in beiden Zeiträumen kontrollierten Quadrate, ergibt sich: Von 57 Quadraten waren 25 1966/73, jedoch 51 1974/85 besiedelt (Chi^2-Test; $P < 0{,}001$). Vorstöße in den Alpentälern sind nicht nennenswert. Der höchste Brutplatz konnte bei 869 m über NN am Nordrand der Voralpen nachgewiesen werden.

Zunahme und Konzentration der Brutnachweise fällt mit dem Angebot an Nistkästen in Gärten und Parkgebieten, aber auch mit den Flächen intensivster landwirtschaftlicher Nutzung (einschließlich Futtermaisanbau) im Werdenfelser Land zusammen. In den Alpentälern kann auch Nistkastenangebot in Gartenbereichen wegen des fehlenden Nahrungsangebotes höchstens zu punktuellen und meist nur vorübergehenden Ansiedlungen führen. Die Neigung des Feldsperlings zu Koloniebildung ist zwar nicht ganz so ausgeprägt wie beim Haussperling (z. B. Lack 1968), doch dürften auch auf die Dauer nur Ansiedlungen Bestand haben, in denen mehrere Paare nahe beisammen brüten können (bezüglich Haussperling vgl. Bezzel 1985a + b). Auch außerhalb der Brutzeit sind größere Ansammlungen von Feldsperlingen selten (vgl. Abb. 3). Weitab von Brutplätzen werden gelegentlich einzelne Feldsperlinge beobachtet, in den Alpentälern jedoch nur sehr unregelmäßig. Bei fast täglicher Beobachtung am Institut für Vogelkunde traten in 20 Jahren nur in 5 einzelne Feldsperlinge auf. Von insgesamt 1460 Pentaden wurden nur in 12 Feldsperlinge beobachtet.

Um 1977 wurde ein Gesamtbestand von nicht über 250 Brutpaaren geschätzt. Bei kritischer Sichtung der mittlerweile eingetretenen Vermehrung dürfte die derzeitige Untergrenze des Bestandes bei 300 Paaren anzusetzen sein mit einer Obergrenze von etwa 450—500 Brutpaaren. Eine Vermehrung im Nordostteil des Untersuchungsgebietes ist eindeutig zu erkennen. Im westlichen Teil des Vorlandes dürfte vor allem

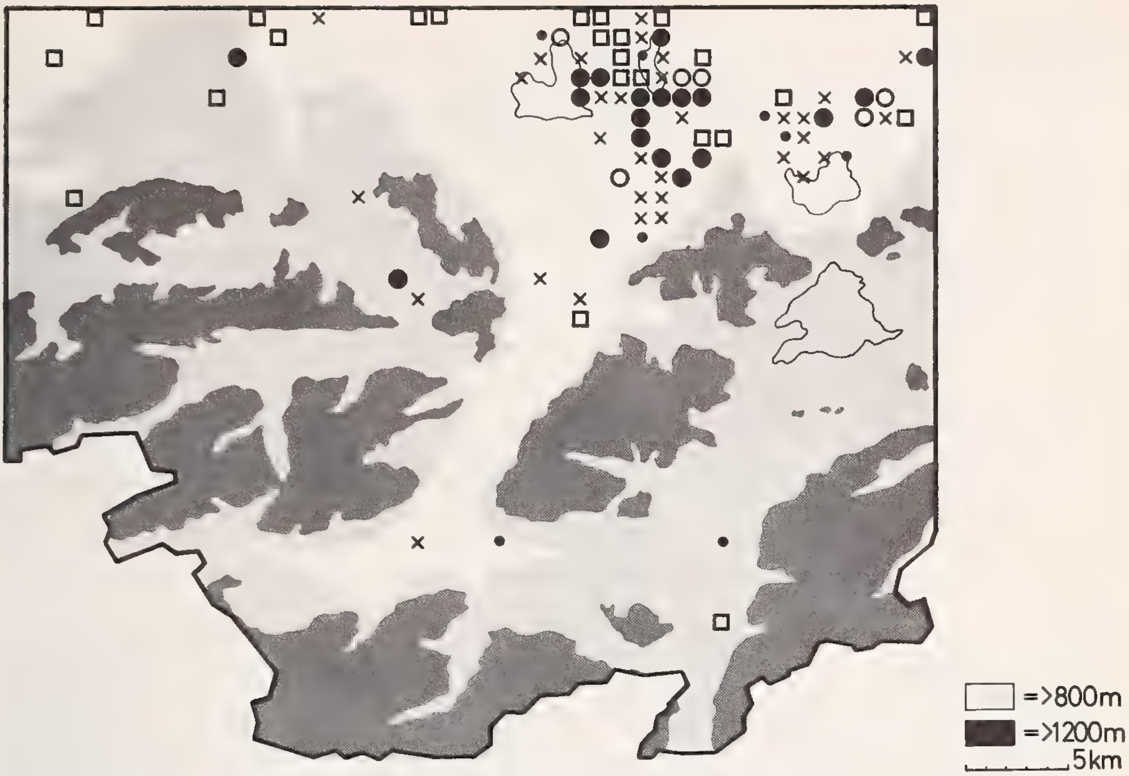


Abb. 4: Verbreitung des Feldsperlings im Werdenfelser Land 1966—1985. Zeichen wie Abb. 1; □ = Brutvogel 1966/73, später nicht mehr kontrolliert. — Distribution of the Tree Sparrow in the Werdenfelser Land 1966—1985; symbols see Figure 1; □ = breeding 1966/1973, but later not checked again.

auch wegen der hohen Anteile an Waldbedeckung der Feldsperling keine Ausbreitungsmöglichkeiten haben, ebensowenig auf Dauer in den Alpentälern.

Die offensichtliche Zunahme des Feldsperlings im Untersuchungsgebiet muß aber erst noch richtig eingeordnet werden. Da auch in den stärker landwirtschaftlich geprägten Teilen die Bewirtschaftung keineswegs annähernd die Intensität typischer Agrarlandschaft mit ihren negativen Auswirkungen auf viele Singvögel erreicht, könnten einerseits die Bedingungen auch für den Feldsperling relativ günstig sein. Aus intensiv genutzten Agrarbereichen wird bereits von erheblichen Rückgängen berichtet (z. B. Berndt & Winkel 1980). Andererseits schafft aber vor allem das Klima (lange schneereiche Winter und kühle, niederschlagsreiche Sommer!) für viele Tieflandsarten höchstens suboptimale Bedingungen, die auch Bestandserholungen oder Einwanderungen (z. B. Neuntöter, Wendehals, Türkentaube, Hänfling) keine langfristige Stabilität sichern. Damit haben auch wenig intensiv bewirtschaftete Teile des Alpenraumes als „Rückzugsgebiete" solcher Arten leider nur eine geringe Bedeutung.

Zusammenfassung

Als Folge der Ausweitung von Siedlungen hat der Haussperling im Werdenfelser Land/Oberbayern sein Siedlungsareal in den Jahren 1966—1985 vergrößert, im Bestand aber offenbar nicht wesentlich zugenommen (Abb. 1). Im Vorland hat vor allem an ± isolierten Einzelhäusern die Zahl der Brutplätze abgenommen (Aufgabe von Landwirtschaft oder Kleintierhaltung; Schlie-

ßung offener Müllkippen); in den Tälern (Brutvogel bis maximal 1000 m über NN) sind randständige Brutplätze oft nur unregelmäßig besetzt. Insgesamt scheint die Siedlungsdichte auch in optimalen Gebieten deutlich geringer zu sein als in landwirtschaftlich genutzten Tiefländern Mitteleuropas. Nahrungsengpässe führen zu scharfen Verbreitungsgrenzen und zu erheblicher saisonaler Dynamik zumindest im Bereich randständiger Brutplätze (Abb. 2, 3). Der Feldsperling ist im wesentlichen auf den Nordwestteil des Untersuchungsgebietes beschränkt (Abb. 4) und hat dort zugenommen (Gründe: Nistkästen, Anbau von Futtermais); in die Täler kann er aber wahrscheinlich wegen Nahrungsmangel nicht erfolgreich eindringen (höchster Brutplatz 869 m über NN). Bestandsentwicklung und saisonale Dynamik der beiden Arten verdienen im Zusammenhang mit grundlegenden Änderungen in der Struktur von Siedlungen besonderes Interesse.

Literatur

Berndt, R. & W. Winkel (1980): Nimmt auch der Bestand des Feldsperlings (*Passer montanus*) großräumig ab? — Ber. Dtsch. Sekt. Int. Rat Vogelschutz 20: 79—83.

Bezzel, E. (1982a): Verbreitung, Abundanz und Siedlungsstruktur der Brutvögel in der bayerischen Kulturlandschaft. — Ber. Bayer. Akad. Naturschutz Landschaftspflege 6: 31—46.

— (1982b): Vögel in der Kulturlandschaft. — Stuttgart, Ulmer-Verlag.

— (1983): Zur Interpretation von Verteilungsmustern (Rasterkarten) bei Sommervögeln. — J. Orn. 124: 47—63.

— (1985a): Randzonen im Siedlungsgebiet des Haussperlings (*Passer domesticus*): Fallbeispiele aus Nordalpenländern. — Garmischer vogelkdl. Ber. 14: 1—12.

— (1985b): Bestandsdynamik des Haussperlings (*Passer domesticus*): 19jährige Beobachtungen am Rande eines Siedlungsgebietes der Nordalpen. — J. Orn. 126: 434—439.

— & F. Lechner (1978): Die Vögel des Werdenfelser Landes. — Greven, Kilda-Verlag.

—, — & H. Ranftl (1980): Arbeitsatlas der Brutvögel Bayerns. — Greven, Kilda-Verlag.

Glayre, D., & D. Magnenat (1984): Oiseaux nicheurs de la Haute Vallée de l'Orbe. — Nos Oiseaux 37, Fasc. spécial: 1—143.

Hoffmann, B. (1927): Ornithologisches von einer Reise in die Alpen (Sommer 1926). — Verh. orn. Ges. Bayern 17: 510—534.

X. Jahresbericht (1885) des Ausschusses für Beobachtungsstationen der Vögel Deutschlands. — J. Orn. 35, 1887: 337—616.

Lack, P. (1968): Ecological Adaptations for Breeding in Birds. — London.

Materialien zur Bayerischen Ornithologie. III. Beobachtungsbericht aus dem Jahre 1901 und 1902. — Jber. Orn. Ver. München 1903: 139—384.

Orn. Arb. Gem. Bodensee (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. — Konstanz.

Reichholf, J. (1978): Rasterkartierung der Brutvögel im südostbayerischen Inntal. — Garmischer vogelkdl. Ber. 4: 1—56.

Rheinwald, G., M. Wink & H.-E. Joachim (1984): Die Vögel im Großraum Bonn mit einem Atlas der Brutverbreitung. — Band 1: Singvögel. — Beitr. Avif. Rheinland 22/23: 1—390.

Schifferli, A., P. Géroudet & R. Winkler (1980): Verbreitungsatlas der Brutvögel der Schweiz. — Sempach.

Verner, J. (1985): Assessment of counting techniques. — In: Current Ornithology (ed. R. F. Johnson): 247—302.

Witt, K. (1985): Sind „Rasterkartierung, Rasterfrequenz" usw. sinnvoll gebildete Begriffe? — J. Orn. 126: 448.

Dr. Einhard Bezzel, Institut für Vogelkunde, Gsteigstr. 43, 8100 Garmisch-Partenkirchen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 19—45	Bonn, März 1987

Systematics and evolution in the savanna species of the genus *Batis* (Aves) in Africa

Walter J. Lawson

Abstract. A systematic review of the populations of the savanna species of the African flycatcher genus *Batis* is given with descriptions of the geographical variation exhibited by the populations. An analysis of the variation in colouration and size is presented using non-metric multi-dimensional scaling technique to present a three-dimensional plot of the relationships of the populations as determined by their phenotypic variation, as well as a dendrogram of the relationships of the populations using the Unweighted Pair-group Method using Arithmetic Averages. Observations on the possible evolutionary history of the species are given.

Key words. Aves, Platysteiridae, *Batis*, systematics, evolutionary history, Africa.

Introduction

The avian flycatcher genus *Batis* is confined in its distribution to subsaharan Africa. The eighteen species comprising the genus can be sensibly divided into two groups, those that inhabit forests and those whose preferred habitat type is woodland savanna. The systematics and speciation of the forest-dwelling species has been the subject of a study (Lawson 1986). This paper reports on a study of the savanna-dwelling species of *Batis*.

The eighteen species of *Batis* are *capensis*, *mixta*, *reichenowi*, *margaritae*, *diops*, *minima*, *ituriensis*, *fratrum*, *minulla*, *occulta* and *poensis*, the forest species, and *molitor,pririt*, *soror*, *orientalis*, *minor*, *perkeo* and *senegalensis*, the savanna species. The only feature of plumage colouration which distinguishes the forest from the savanna species in the colour of the under wing coverts, which are white in the forest species and black in the savanna species. It is interesting to speculate whether the under wing coverts and their colour play any part in signalling in courtship or mating behaviour of *Batis* individuals, as this colouration difference may have been important in the original speciation or splitting of the *Batis* populations into forest and savanna species. A signalling difference of this kind between mating partners could have been significant in the Specific-Mate Recognition System (A discussion of the Specific-Mate Recognition System is given by Paterson 1985).

Materials and methods

Material. Study skins for this project were obtained on loan from museums in Africa, Europe, Australia and the United States of America. For the loan of study material I am indebted to the Directors and responsible officials of the following Institutions:
Angola: Instituto de Investigacao Cientifica de Angola, Sa da Bandeira. Museu do Dundo, Dundo. Australia: Australian Museum, Sydney. Belgium: Musee Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren. Federal Republic of Germany: Zoologisches Museum Alexander Koenig, Bonn. France: Museum d'Histoire Naturelle, Paris. German Democratic Republic: Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin. Kenya: National Museum, Nairobi. Moçambique: Museu Dr Alvaro de Castro, Maputo.

Namibia: State Museum, Windhoek. Netherlands: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden. South Africa: Albany Museum, Grahamstown, Durban Natural History Museum, Durban, East London Museum, East London, Kaffrarian Museum, King William's Town, Natal Museum, Pietermaritzburg, Port Elizabeth Museum, Port Elizabeth, South African Museum, Cape Town, Transvaal Museum, Pretoria. Sweden: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. United Kingdom: British Museum of Natural History, Tring. United States of America: American Museum of Natural History, New York, Carnegie Museum, Pittsburgh, Field Museum of Natural History, Chicago, Los Angeles County Museum, Los Angeles, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Peabody Museum of Natural History, New Haven, Philadelphia Academy of Natural Sciences. Philadelphia, United States National Museum, Washington. Zambia: Livingstone Museum, Livingstone. Zimbabwe: National Museum of Zimbabwe, Bulawayo, Queen Victoria Museum, Harare.

Table 1: Characters of savanna-dwelling *Batis* used in MDS and UPGMA analysis.

	♂♂	♀♀
1	mantle colour	mantle colour
2	head top colour	head top colour
3	flanks colour	flanks colour
4	breast-band colour	breast-band colour
5	throat-patch colour	throat-patch colour
6	tertials colour	tertials colour
7	primary coverts colour	primary coverts colour
8	lores colour	lores colour
9	supra-loral spot	supra-loral spot
10	supercilium colour	supercilium colour
11	under-wing coverts colour	under-wing coverts colour
12	mean wing length	mean wing length
13	mean tail length	mean tail length
14	mean culmen length	mean culmen length
15	—	scapulars colour
16	—	primaries colour
17	—	secondaries colour
18	—	lesser coverts colour

Methods. Measurements, to the nearest 0.5 mm were taken of the wing, tail and culmen of study skins of adult specimens that were not moulting, badly-worn or damaged. Only measurements taken during the course of this study were used. A number of colouration characters were also recorded (listed in Table 1) for each of which the range of variation was ranked on a scale of 1 to 15. For characters where presence or absence or state of development was important such as the supraloral spot, absence of the character was scored as 1 and the presence of a well developed white supraloral spot was coded as 15; intermediate scores were assigned to varying degrees of prominence. The assessment was subjective. This type of coding was also applied to the width of white edges of primary coverts, tertials and other feathers. For parts of the plumage such as the head top or mantle where a gradation from one colour to another was evident, dark blackish olive brown could be scored 1, and the extreme, a very dark grey heavily suffused with glossy blue-black, as 15. The varying shades of brown to greys with admixtures of blue-black were coded according to where they were perceived to fall in the range of variation. The colours of the various characters were recorded and graded without reference to the populations exhibiting them, thus reducing bias in the ordination of data.

The smallest and largest of the means of the measurements taken for the three mensural characters were ranked 1 and 15 respectively. The differences between them were equally divided to allow ranking of intermediate means. Using the scores allocated to the character states for each population considered, males and females, a 17 x 17 square matrix of disparities was calculated by comparing each population with every other population, and for each pair of populations a number was calculated as the sum of their absolute score differences for each character. The disparities matrix is symmetrical about the diagonal, so the lower triangular matrix was used as the input data for the non-metric multidimensional scaling (MDS) analysis of the populations (see Figure 1 for the three dimensional plot), as well as for the phenetic dendrogram (Figure 2) constructed using the Unweighted Pair-group Method using Arithmetic Averages (UPGMA). The disparities matrix is given in Table 2.

Table 2: Matrix of disparities of sum of score difference for each character.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
2	47															
3	61	64														
4	56	51	56													
5	67	71	49	47												
6	144	127	155	128	155											
7	148	140	160	139	161	90										
8	139	121	149	127	151	72	46									
9	174	177	158	156	159	146	201	193								
10	146	156	137	142	139	145	197	186	52							
11	131	140	129	138	129	178	207	195	94	67						
12	117	131	137	135	147	172	201	190	111	85	53					
13	140	134	151	123	150	121	167	155	70	61	86	80				
14	133	136	151	129	154	143	185	173	87	59	67	59	40			
15	142	136	152	127	152	122	165	157	75	66	88	84	40	56		
16	209	187	214	188	216	115	161	160	121	138	171	167	118	135	119	
17	275	256	293	271	294	208	237	238	246	221	232	224	209	201	212	202

For the multidimensional scaling analysis the ALSCAL-4 package was used here (see Takane, Young & de Leeuw 1977), as improved by Young, Takane and Lewyckyj (1978), because it consolidates most of the important developments in multidimensional scaling into a single program. These programs begin with an arbitary configuration of points representing the populations and use iteration procedures from this map to improve the fit of the distances between the points to the original disparities. For the use of this method in the forest dwelling species of *Batis* see Lawson (1986) and for a more detailed discussion of the application of the MDS techniques to *Batis* data see Lawson & Stabler (submitted to South African Journal of Zoology).

Results and discussion

Specific limits of *Batis*

While there is little controversy concerning the specific limits of the savanna species of *Batis*, this is not so for subspecific limits. For the seven species of savanna *Batis* I admit as valid some seventeen population groupings as subspecies. In all twenty-six names have been proposed for subspecies of savanna species, most of the nine not accepted as valid here are not admitted as valid by most previous workers on African birds.

Key to the savanna species of *Batis*

1.	females with breast band clearly defined and brown	2
	females with indistinct ochraceous breast band	*B. pririt*
2.	females with the throat entirely white	3
	females with the throat brown, entirely or in part	4
3.	male mantle grey	*B. orientalis*
	male mantle grey with blue-black suffusion	*B. minor*

4. females with indistinct throat spot 5
   females with distinct throat spot .... *B. molitor*
5. females with diffuse brown throat 6
   females with only sides of throat brown .... *B. perkeo*
6. males mantle grey .... *B. soror*
   males mantle olive russet .... *B. senegalensis*

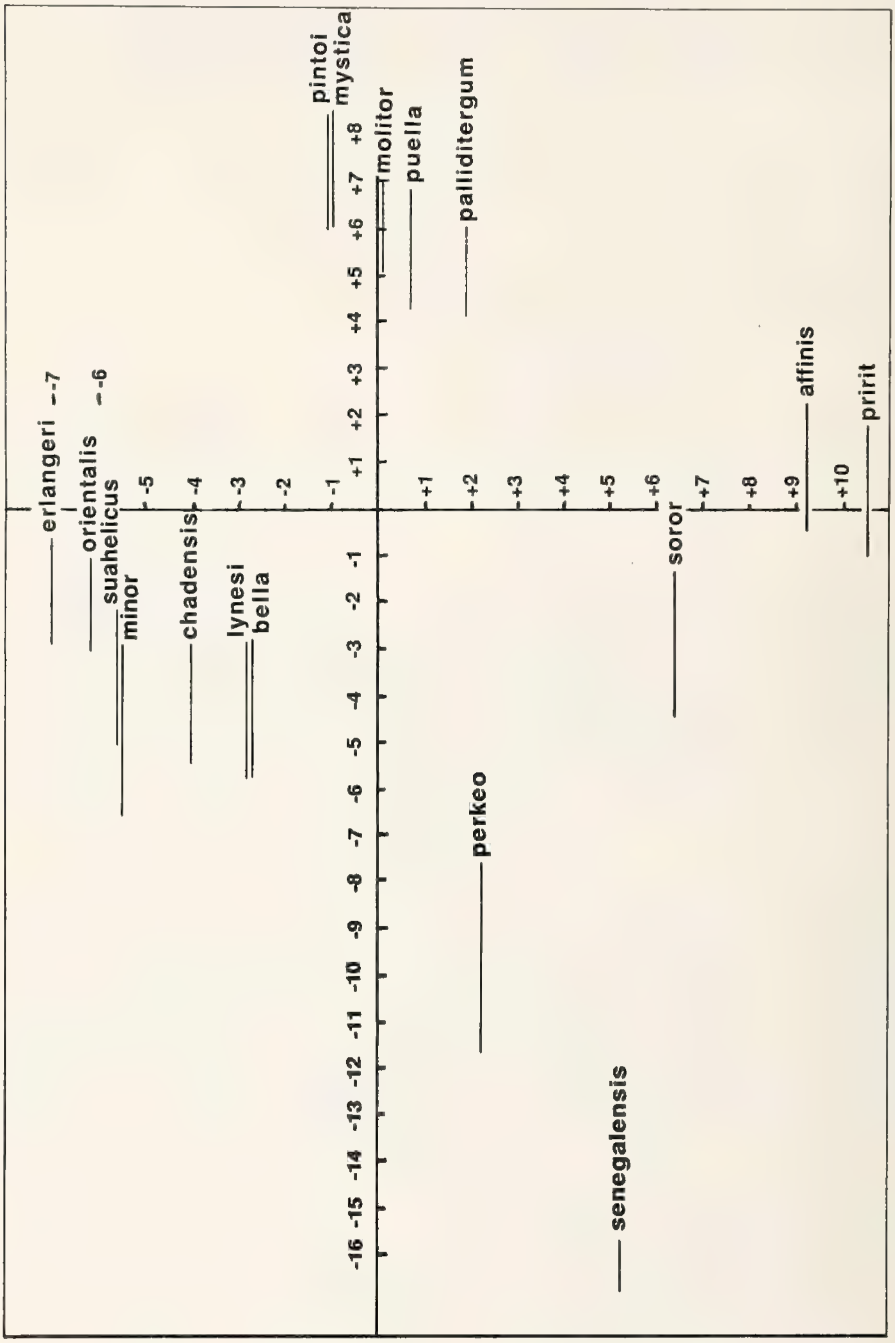


Fig. 1: Three dimensional plot of taxonomic distances of all characters using multi-dimensional scaling technique.

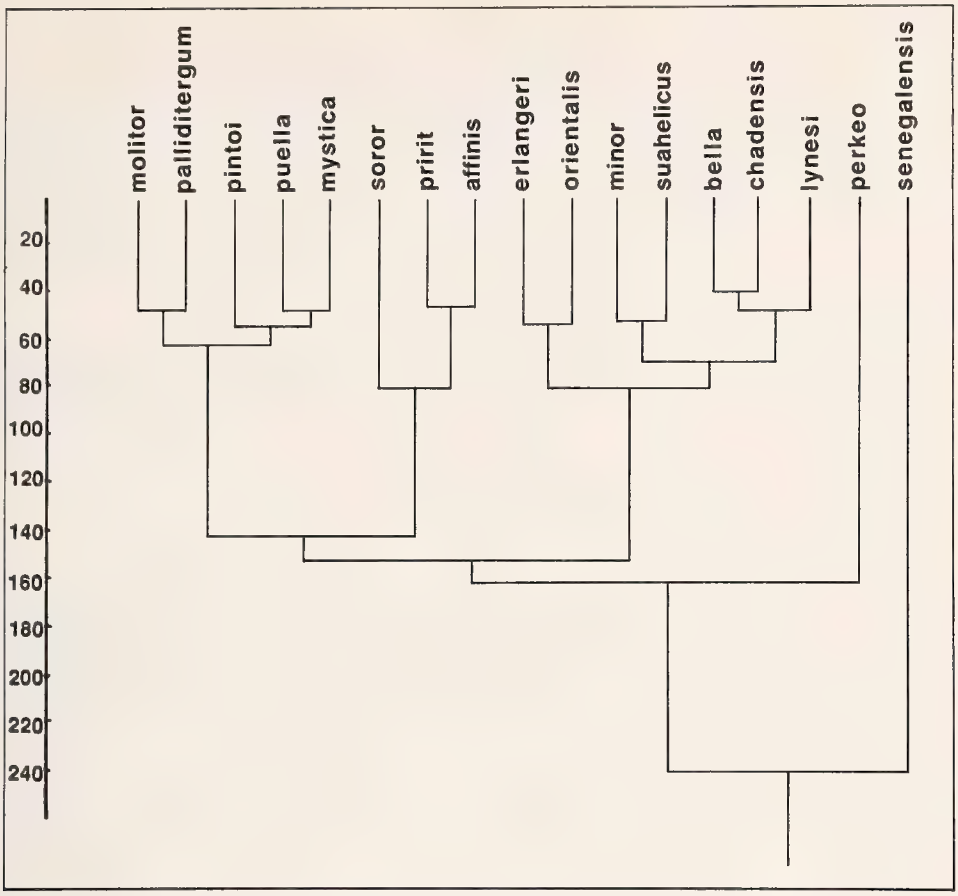

molitor
palliditergum
pintoi
puella
mystica
soror
pririt
affinis
erlangeri
orientalis
minor
suahelicus
bella
chadensis
lynesi
perkeo
senegalensis
20
40
60
80
100
120
140
160
180
200
220
240

Fig. 2: Phenogram constructed using U. P. G. M. A. to show phenetic relationships of savanna species of *Batis*.

List of savanna dwelling species

The seven savanna dwelling species and their subspecies admitted in this work are
Batis molitor molitor (Hahn & Küster)
Batis molitor palliditergum Clancey
Batis molitor pintoi Lawson
Batis molitor puella Reichenow
Batis molitor mystica Neumann
Batis soror Reichenow
Batis pririt pririt (Vieillot)
Batis pririt affinis (Wahlberg)
Batis perkeo Neumann
Batis senegalensis (Linnaeus)
Batis minor minor Erlanger
Batis minor suahelicus Neumann
Batis minor erlangeri Neumann
Batis orientalis orientalis (Heuglin)
Batis orientalis bella (Elliot)
Batis orientalis chadensis Alexander
Batis orientalis lynesi Grant & Mackworth-Praed.

Species accounts

Batis molitor (Hahn & Küster)

Habitat: *Batis molitor* is an inhabitant of the woodland savannas. The particular botanical association in which it is to be found varies somewhat in the different parts of its rather extensive range (Figure 3). Its range follows closely the distribution of the following vegetational types, grouped as woodland by the *Vegetation Map of Africa* (1958).

type 16 undifferentiated: relatively moist types
18 south-eastern areas: — with abundant *Brachystegia* and *Julbernardia*
19 south-western areas (principally on Kalahari sand): with abundant *Brachystegia*, *Julbernardia*, *Cryptosepalum pseudotaxus*, *Marquesia*, *Guibourtia coleosperma*
20 undifferentiated: relatively dry types
22 with abundat *Colophospermum mopane.*

Geographic variation: *Batis molitor* has five subspecies which are here admitted as valid. Variation is usually evident in differences in size and colouration of the head top and the mantle. The chestnut breast band of the female is also variable but this variability has not been used as a taxonomic character as it was found that it was not possible to delimit any particular colour variant satisfactorily to any definite geographical area.

Males have the head top and mantle grey, varying from light grey to dark grey with a variable suffusion of glossy blue-black, from absent to heavy. The lores are white which may extend in the form of a very thin white supercilium, extending as far as a position above the eye. The white supercilium may be absent however. The breast band is glossy blue-black, somewhat variable in width. The primaries may or may not have a narrow edge of white on the outer web, the secondaries always have a broad white edge to the outer web.

Females have the head top and mantle grey, varying from light to dark. The breast band is russet, varying somewhat in intensity. A distinct spot of russet on the throat is separated from the breast band by a broad band of white. Other features of the plumage are similar to those of the male.

The subdivision of *B. molitor* into subspecies has been the subject of many divergences of opinion by workers on African birds. Sclater (1930) admitted as valid the subspecies *B. m. molitor*, *B. m. puella* and *B. m. soror*, keeping *B. m. mystica* as a distinct species while placing *B. soror* as a subspecies of *B. molitor.* Chapin (1953) admitted *molitor, puella*, *taruensis* and *soror* as subspecies of *B. molitor.* Mackworth-Praed & Grant (1955 & 1963) admit only *molitor* and *soror* as subspecies of *B. molitor.* Similarly White (1963) admits only *molitor* and *soror* but keeps them as separate monotypic species. Clancey (1966) dealing with the southern African populations admits *molitor*, *palliditergum* and *soror* as distinct subspecies in the southern part of the range of *B. molitor.*

In examining samples from the various populations of *B. molitor* from different parts of the species' range, considerable difficulty is encountered in allocating names to the varying populations, and in defining their ranges. White (1963) stated „There is so much disagreement as to the recognition of subspecies and their ranges that I prefer a binomial whilst admitting the existance of varying populations". In this study the colouration of the head top and mantle of males and to a lesser extent of the females, is used as the distinguishing criteria between the admitted subspecies.

The populations of *B. molitor* are continuous and none appear to be isolates. This results in an uninterrupted gene flow through the range of the species and results in poorly defined subspecies in most instances. This variability is precisely what would be expected under these circumstances. The populations of *B. molitor* in areas of contact between the different subspecies in areas with no natural topographic features which could partially inhibit gene flow cannot satisfactorily be pigeon-holed into neatly defined subspecies. There is however evidence that the different subspecies have different ecological preferences, which are elucidated in the descriptions of the subspecies which follows.

B. m. molitor has the upperparts a fairly dark grey whereas *B. m. palliditergum* is a group of populations which have the head top and mantle a considerably paler grey. Nominate *molitor* occurs from the eastern Cape Province northwards to the Limpopo River in southern Moçambique and west of the Lebombo Mountains to the lowlands of Swaziland and the eastern Transvaal (only marginally in the latter). The woodland savanna type inhabited by the nominate race is termed "undifferentiated: — relatively moist types" on the *Vegetation Map of Africa* (1958). The populations of *molitor* meet those of *palliditergum* in the lowlands of Swaziland and the eastern Transvaal and the adjacent areas of Moçambique, south of the Limpopo River. The differences in the colouration of the upper parts constitute the principal difference between the two subspecies.

In the original description of the subspecies *palliditergum* this subspecies was stated to range "From Natal and Pondoland in the south (slightly intermediate), Zululand, Swaziland, extreme southern Portuguese East Africa, the Transvaal, Bechuanaland, ?Damaraland and Southern Rhodesia northwards to parts of Northern Rhodesia, ?western Nyasaland, and apparently the Marungu highland, Belgian Congo, and areas about Lake Tanganyika." (Clancey 1955). However Lawson (1963) amended this range when he extended the range of *molitor molitor* to the eastern Cape Province through Natal, Zululand and southern Swaziland to southern Moçambique, south of the Limpopo River, the range also given by Clancey (1966, 1980).

The populations placed as *B. m. palliditergum* are by no means constant in their characters, although the characters by which they are distinguished from other subspecies are constant. They are all pale mantled when compared with the nominate race and the western *B. m. pintoi* and the northern *B. m. puella* and *B. m. mystica.* The degree of paleness varies from area to area.

The ecological preference of *B. m. palliditergum* follows very closely the ranges given in the *Vegetation Map of Africa* (1958) types 20 & 22 in southern Africa, these being the undifferentiated dry types of woodland and the *Colophospermum mopane* woodland, and in type 18, woodland with abundant *Brachystegia* and *Julbernardia* of Zimbabwe and Zambia east of the Luangwa River, and also in Malawi.

Populations of *B. molitor* in Angola and Kenya have been long placed as *B. m. puella* on the basis of the mantle being heavily suffused with black. Chapin (1953) gave the range of *puella* as "central and northern Angola across the south eastern Congo to Ruwenzori, the interior of Kenya Colony and Kilimanjaro." White (1963) though not admitting *puella* as a valid race nevertheless admitted the existance of dark backed populations in these areas. However this study has shown that the name *puella* based on material collected at Bussissi on the southern shore of Lake Victoria is not applicable to these dark mantled populations, which are in any event not continuous and are separated into two distinct population groupings, each requiring a separate name.

The populations assigned here to *B. m. puella* have an ecological preference for the *Brachystegia* woodlands, types 18 & 19 of the *Vegetation Map of Africa*, (1958) and occupy almost the entire range of this vegetation type with the exception of the extreme west in Angola where *B. m. pintoi* occurs and in the extreme south and east where *B. m. palliditergum* occurs. To the west of Lake Victoria it also occupies the undifferentiated moist type woodland (type 16).

The populations of Angola, except in the extreme south and north-east, and in north-western Zambia, are a dark grey on the upper parts with a heavy suffusion of black, differing from the pale mantled *palliditergum* and the populations I now place as *puella*, which are also paler on the upper parts. These Angolan populations have been placed as *B. m. pintoi*. This subspecies has an ecological preference for the moist undifferentiated type of woodland, type 16 of the *Vegetation Map of Africa* (1958) in Angola, and also in the extreme western parts of types 18 & 19, *Brachystegia* woodland in eastern Angola.

To the north-east of the range of *B. m. puella*, in the interior of Kenya, in vegetation type 16, the undifferentiated moist type of woodland, populations occur which are heavily suffused with black on the upper parts, but they differ fom the equally dark *B. m. pintoi* in their smaller size. To these populations I append the name *B. m. mystica*.

The subspecies of *Batis molitor* are

Batis molitor molitor (Hahn & Küster)

Muscicapa molitor Hahn & Küster, Vögel aus Asien, Afrika, Amerika und Neuholland (20): pl. 2, 1850: Baviaan's River, Bedford district, Cape Province.

Diagnosis: Males have the head top and the mantle a dark leaden grey with no metallic gloss, the black on the wing coverts and the adjacent mantle is well developed.

Females have the head top and the mantle likewise a dark leaden grey, but not as dark as in the male. The development of black on the mantle adjacent to the wing coverts is somewhat variable, and is usually not particularly well developed and in some instances the black is entirely absent. The colouration of the breast band and the chin spot is variable, from pale to dark.
Measurements: 94 ♂♂ wing 55.5 — 66.5 (61.97), tail 41.0 — 51.5 (46.86), culmen 14.5 — 18.0 (16.10) mm. 68 ♀♀ wing 54.0 — 66.0 (60.84), tail 41.5 — 52.5 (46.71), culmen 14.5 — 17.0 (15.57) mm.
Material: 260 specimens examined. (Cape Province 105, Natal 57, Moçambique 67, Swaziland 26, Transvaal 5).
Range: The eastern Cape Province from the Sundays River to the Transkei, Natal and Zululand, Moçambique south of the Limpopo River to eastern Swaziland and the extreme eastern Transvaal. Inhabits relatively moist undifferentiated woodland.

Batis molitor palliditergum Clancey

Batis molitor palliditergum Clancey, Ostrich 26 (1): 28, 1955: Sand River, east of Newington, eastern Transvaal.

Diagnosis: The males have the head top and the mantle a paler, more ashen-grey, than in the nominate race. The colouration of the head top is somewhat variable, but usually paler than in the nominate race. Black colouration is virtually absent from the sides of the mantle.

Females have the head top and the mantle a pale ashen grey, usually paler than that in the males. There is virtually no black on the sides of the mantle. The colouration of the breast band is variable and is not a constant character.

Measurements: 166 ♂♂ wing 56.0 — 71.0 (62.02), tail 40.5 — 50.0 (45.09), culmen 14.0 — 18.0 (15.9) mm. 119 ♀♀ wing 55.0 — 67.0 (60.94), tail 40.0 — 49.0 (44.71), culmen 13.5 — 17.0 (15.38) mm.

Material: 611 specimens examined (Swaziland 6, Transvaal 102, Zimbabwe 329, Zambia 70, Botswana 28, South West Africa 23, Angola 20, Moçambique 19, Malawi 14).

Range: Ranges from eastern Swaziland, the Transvaal and extreme northern Orange Free State, Zimbabwe and the adjacent western Moçambique, eastern and northern Botswana, north-eastern South West Africa and south-eastern Angola, to southern and south-eastern Zambia and adjacent Malawi and the middle Zambesi River valley in Moçambique. Inhabits undifferentiated dry types of woodland in southern Africa, *Brachystegia* and *Julbernardia* woodland and *Colophospermum mopane* woodland.

Batis molitor pintoi Lawson

Batis molitor pintoi Lawson, Bulletin of the British Ornithologists' Club 86 (7): 124, 1966: Fazenda do Cuito, Angola.

Diagnosis: In the males the head top and the mantle are a dark grey, only slightly darker than in the nominate race, but considerably darker than in *palliditergum* and *puella*. The head top is also suffused with metallic blue-black and the breast band is also greener, not blue-black as in *molitor*, *palliditergum* and *puella*. They also average somewhat larger in size of the wing and the tail than these three subspecies.

In the females the head top and the mantle are a darker grey than in the nominate race, *palliditergum* and *puella*. There is no gloss on the mantle or the head top. The mantle is more heavily suffused with black than in the other three races and *pintoi* averages somewhat larger in size of the wing.

In general appearance both the males and the females are considerably blacker on the upper parts than any of the subspecies adjacent to them, but they resemble *mystica* in this respect.

Measurements: 37 ♂♂ wing 61.0 — 69.0 (65.24), tail 41.0 — 47.0 (44.28), culmen 15.0 — 17.0 (15.69) mm. 23 ♀♀ wing 58.0 — 67.5 (64.06), tail 41.5 — 46.5 (44.09), culmen 14.5 — 17.0 (15.24) mm.

Material: 85 specimens examined (Angola 75, Zambia 10).

Range: Angola, except in the extreme south and north-east, and in extreme north-western Zambia. Inhabits the relatively moist undifferentiated woodland of western Angola and the *Brachystegia* woodlands in the rest of its range in Angola and Zambia.

Batis molitor puella Reichenow

Batis puella Reichenow, Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten 10 (1): 125, 1893: Bussissi, southern shore of Lake Victoria.

Batis molitor montana Sjöstedt, Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru . . . 1 (3): 109, 1910: Kilimanjaro, Tanzania.

Batis molitor taruensis van Someren, Bulletin of the British Ornithologists' Club 41: 103, 1921: Maungu, south-eastern Kenya.

Diagnosis: Males resemble somewhat *B. m. molitor*, but differ from that taxon in having the mantle more heavily suffused with glossy blue-black. The breast band is glossy blue-black, not green-black as in *pintoi*, from which it also differs in having rather less suffusion of black on the mantle. The head top is generally only very slightly glossy.

Females have the head top and the mantle a blackish grey, not leaden grey as in nominate *molitor*, nor ashen grey as in *palliditergum* and paler than *pintoi*. The mantle is suffused with black, though chiefly in areas adjacent to the wing coverts, but not as heavily as in *pintoi*.

Measurements: 23 ♂♂ wing 60.0 — 66.0 (62.50), tail 40.0 — 46.5 (43.00), culmen 14.5 — 17.0 (15.68) mm. 25 ♀♀ wing 58.0 — 64.5 (61.02), tail 40.0 — 45.0 (42.48), culmen 14.0 — 16.0 (14.90) mm.

Material: 77 specimens examined (Zambia 26, Angola 4, Tanzania 10, Kenya 34, Uganda 3).
Range: Northern Zambia (north-eastern and north-western), extreme north-eastern Angola, western and central Tanzania, merging with *mystica* in southern Kenya, and in western Uganda, extreme southern Sudan, the southern and western Zaire and the Congo Republic. Inhabits *Brachystegia* woodland and relatively moist undifferentiated woodland.

Batis molitor mystica Neumann

Batis mystica Neumann, Journal für Ornithologie 55: 594, 1907: Kikumbuliu, Ukamba, Kenya.

Diagnosis: In the males the head top and the mantle are a dark grey, darker than in any other race of *B. molitor* and very heavily suffused with glossy blue-black, resulting in the upper parts appearing very dark and glossy.

The females have the head top a very dark grey, seldom glossy, though the mantle is similar to that of the males in having a heavy suffusion of glossy blue-black.
Measurements: 18 ♂♂ wing 56.5 — 65.5 (61.86), tail 40.0 — 46.5 (43.47), culmen 14.5 — 16.5 (15.72) mm. 16 ♀♀ wing 58.5 — 64.0 (60.53), tail 40.5 — 47.0 (43.31), culmen 14.0 — 16.0 (15.12) mm.
Material: 48 specimens examined (Kenya 47, Uganda 1).
Range: A subspecies of the highlands of Kenya and adjacent Uganda. Inhabits the relatively moist undifferentiated woodland of those parts.

Batis soror Reichenow

Batis puella soror Reichenow, Die Vögel Afrikas 2: 485, 1902: Quelimane, northern Moçambique.
Batis molitor littoralis Neumann, Journal für Ornithologie 55: 356, 1907: Zanzibar.
Batis soror pallidigula van Someren, Bulletin of the British Ornithologists' Club 41: 103, 1921: Lumbo, Moçambique.

The populations here assigned to *Batis soror* have been the subject of differing opinions and controversy over the years. The controversy has principally revolved around whether these populations be given distinct specific rank, or else subordinated as merely subspecies of *B. molitor.* Reichenow (1902) regarded these populations as *B. puella soror*, *puella* is now regarded as a subspecies of *B. molitor.* Sclater (1930), Vincent (1934), Friedmann (1937), Mackworth-Praed & Grant (1940, 1955, 1963), Peter & Loveridge (1942), Lamm (1953), Winterbottom (1962) and Clancey (1966) regarded *soror* as a subspecies of *B. molitor.* However van Someren (1932), Roberts (1936, 1940), Moreau (1940), White (1963), Rand (1963), Smithers, Irwin & Paterson (1957), Irwin (1962), Lawson (1963, 1966) and Clancey (1969, 1971 & 1980) regarded *soror* as a distinct species.

Lamm (1953) reported supposed intergrades between *soror* and *B. molitor.* Like Irwin (1962) I have examined the same material as did Lamm and agree with Irwin that the specimens do not represent intergrades between *B. molitor* and *B. soror.* Generally speaking the Limpopo River in Moçambique acts as the boundary between *B. molitor* in the south and *B. soror* in the north. Males of *B. soror* and *B. molitor* are not easily separated on colouration and an indifferently prepared study specimen is almost impossible to assign correctly if its measurements are intermediate.

The area of meeting of *B. soror* and *B. molitor* in the south of *B. soror*'s range is in the Limpopo River area. This river valley in the south must represent a formidable barrier to some birds, as the valley near the coast at Joao Belo is 12 km wide. The entire area is very low-lying and consists of swamps and reed beds, originally with no trees whatsoever. However native cultivation in this low-lying area has resulted in the draining of considerable areas as well as the planting of trees, chiefly exotics such as the cashew nut *Anacardium occidentale*, which in some areas in southern Moçambique, where native cultivation has eliminated the indigenous vegetation, reaches the status of the only tree species occurring. To the south of the Limpopo River I have found *B. molitor* in any association of open woodland, not venturing into the forests where *B. fratrum* occurs. The treeveld immediately to the south of the Limpopo River is of a mixed type with a few *Acacias* and many species of *Combretum*, *Gardenia*, *Terminalia*, *Afzelia*, *Kigelia* etc. North of the Limpopo River *B. soror* is to be found in *Brachystegia* woodland and from my observations made at many localities in this southern part of Moçambique it would appear that *B. soror* definitely prefers the more closed type of *Brachystegia* woodland, the mature stands, in preference to the open savanna treeveld areas produced by the effects of native cultivation. It seems probable therefore that *B. molitor* and *B. soror* are not only separated from one another in the south by their habitat preference, but are also geographically separated as well.

I have examined no specimens from the northern part of the range of *B. soror*, nor from the western portions of its range, which I would regard as being intermediate between any of the *Batis* species with which it comes into contact, namely *B. perkeo*, *B. minor* and *B. molitor*. *B. soror* is rather similar to *B. minor suahelicus* in size, differing only in plumage colouration. This particular subspecies of *B. minor* is very small compared to the other subspecies of *B. minor*, which is likewise only responding to its environment and its smallness in size need not be attributed to any gene flow between the populations of *B. minor suahelicus* and *B. soror*, or for that matter with *B. perkeo*. The populations of *B. molitor* in southern Kenya and north-eastern Tanzania are also smaller in size than the populations further inland, and approach *B. soror* in size.

A critical examination of the geographical variation within *B. soror* reveals that minor differences exist, as pointed out by Irwin (1962), but these differences are not geographically delimited or of sufficient magnitude or constancy to permit the subdivision of the populations into subspecies.

Diagnosis: In the males the head top and the mantle are a light grey with an admixture of white on the nape, rump and lower mantle. This admixture of white is more pronounced than in *B. molitor*. The grey of the head top is paler than in *B. molitor* and lacks any blackish suffusion present on the head top in *B. minor* and *B. perkeo*. The lores are white with an extension of white above and past the eye in the form of a white supercilium. *B. molitor* usually has no white supercilium which feature is also rather restricted in *B. perkeo*. The under parts are white with a black breast band which is narrower than in *B. molitor* and *B. perkeo*, but rather similar to that in *B. minor*. The wing and tail are shorter than in *B. molitor*, larger than in *B. perkeo*, but rather similar to *B. minor suahelicus*.

The females are similar to the males but are paler above and the breast band is cinnamon and not black. The chin is also cinnamon but is not in the form of a distinct spot as in *B. molitor*, which species has the breast band russet, which is darker than in *B. soror*. It differs from *B. perkeo* and *B. minor* which species have no chin spot, but the throat is white (with a pale suffusion on the sides of the throat in *B. perkeo*). The lores are white, the supercilium is cinnamon which colour also extends onto the edge of the black mask which passes through the face onto the nape. The wing and the tail are shorter than in *B. molitor* and *B. minor suahelicus*, but larger than in *B. perkeo*.

Measurements: 64 ♂♂ wing 52.0 — 59.5 (56.20), tail 34.5 — 42.5 (38.77), culmen 14.0 — 16.5 (15.27) mm. 27 ♀♀ wing 51.0 — 58.0 (54.94), tail 34.0 — 42.0 (38.36), culmen 14.0 — 16.0 (14.87) mm.
Material: 199 specimens examined (Moçambique 138, Zimbabwe 35, Malawi 4, Tanzania 15, Kenya 7).
Range: Moçambique north of the Limpopo River and the low-lying river valleys of immediately adjacent eastern Zimbabwe, the lower Zambesi River valley and the low-lying country of south-eastern Malawi, northwards east of Lake Malawi to eastern Tanzania and coastal south-eastern Kenya. Inhabits *Brachystegia* woodland.

Batis pririt (Viellot)

This is a species of the dry, open treeveld of the semidesertic regions of southern Africa. In the very arid regions it is confined entirely to the few trees lining the dry river and stream beds, whereas in the slightly less arid areas it occurs in the open treeveld associations, which are usually dominated by *Acacia* species.

The males of *B. pririt* have the head top and the mantle a pale grey, rather similar to that of *B. soror.* The lores are white with a thin white supercilium which seldom extends much behind the eye, but it may be absent altogether. The breast band is a glossy black, similar in width to that of *B. molitor.* Males of *B. pririt* are indistinguishable in colouration of the plumage from *B. soror* males.

Females have the head top and the mantle grey, somewhat darker than in the males. The lores are white, the development of the supercilia is rather variable but always thin and seldom extending much behind the eye. The loral spot and the supercilia have an ochraceous suffusion. There is no distinct breast band, the throat, breast and upper flanks are ochraceous, the mid-abdomen and the lower flanks are white.

This species is only satisfactorily distinguished from *B. molitor* on the basis of the colouration of the breast band and the throat in the females.

The populations of *B. pririt* are divided into two subspecies, which, as would be expected from the species continuous distribution, are only moderately well differentiated. They are nevertheless sufficiently distinct to warrant nomenclatural recognition. The subspecies of *B. pririt* are

Batis pririt pririt (Viellot)

Muscicapa pririt Vieillot, Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle 21: 486, 1918: Somerset East, eastern Cape Province.

Diagnosis: Males have the head top and the mantle a darker grey than in *affinis*, with a pronounced admixture of black on the mantle. The black facial stripes extend onto the sides of the neck and almost form a complete collar of black, the white on the hind neck being constricted. The white edges to the secondaries are narrow and virtually lacking in some individuals.

The females also have the head top and the mantle a darker grey than *affinis* females, but also have an olivaceous wash. The ochraceous colouration of the breast does not extend round the neck in the form of a collar owing to the black facial stripes' extensions almost obliterating it.
Measurements: 46 ♂♂ wing 56.0 — 60.0 (57.66), tail 42.0 — 47.5 (44.28), culmen 14.0 — 16.0 (14.98) mm. 37 ♀♀ wing 54.5 — 58.0 (56.51), tail 42.0 — 46.5 (44.15), culmen 13.5 — 15.5 (14.57) mm.
Material: 135 specimens examined (Cape Province 112, Orange Free State 10, Botswana 13).
Range: The Cape Province south of the Orange River, the extreme eastern Northern Cape

Province (Griqualand West) and the western Orange Free State, south-western Transvaal and the south-eastern and central Botswana. Inhabits trees in the subdesert steppe in these areas.

Batis pririt affinis (Wahlberg)

Platystira affinis Wahlberg, Svenska Vetenskaps-Akademien Ofversict af Forhandlingar 1855: 214: Swakop River, Damaraland, South West Africa.

Diagnosis: The males differ from those of the nominate race in being markedly paler above, and in having the head top and mantle a pale grey with no admixture of black on the mantle. The black facial stripes extend onto the neck but do not form a complete collar, the two lobes being separated by the white on the nape. The outer edges of the secondaries are broadly edged with white.

The females have the head top and the mantle a paler grey than in the nominate race, with no admixture of black on the mantle. The deep ochraceous collar is more pronounced and the black facial stripes do not extend to form a collar over the nape.

Measurements: 42 ♂♂ wing 55.5 — 61.0 (57.73), tail 41.0 — 46.5 (43.83), culmen 14.0 — 16.5 (15.16) mm. 49 ♀♀ wing 54.0 — 61.5 (56.87), tail 40.0 — 49.0 (44.00), culmen 14.0 — 16.5 (14.95) mm.

Material: 115 specimens examined (Northern Cape Province 21, Botswana 42, South West Africa 51, Angola 1).

Range: South West Africa, except in the extreme north, the north-western Northern Cape Province as far east as Kuruman, and in western Botswana and south-western Angola. Inhabits trees in the subdesert steppe and wooded steppe with abundant *Acacia* and *Commiphora.*

Batis perkeo Neumann

Batis perkeo Neumann, Journal für Ornithologie 55: 352, 1907: Darassam, south-eastern Ethiopia.

Batis perkeo is a species of the dry arid thorn scrub, the wooded steppe with abundant *Acacia* and *Commiphora* of eastern Africa. Where its range overlaps that of *B. molitor* and *B. soror* in Kenya and Tanzania, it is found in a much drier environment. *B. perkeo* overlaps widely with *B. minor*, but the habitat requirements of these two species are such that there is ecological separation between them. *B. perkeo* has a limited marginal overlap in range with *B. orientalis* which Benson (1946) reported occupy the “same area and environment” . If this is so then it would appear that in a restricted area of southern Ethiopia *B. orientalis* and *B. perkeo* have similar ecological requirements and may be in direct competition with one another. There must be significant differences in the Specific-Mate Recognition Systems of the two species to provide adequate isolating mechanisms to prevent interspecific hybridisation.

Diagnosis: Males have a white supraloral spot, with a white supercilium only very poorly developed, often reaching to above the eye, but rarely ever beyond it. A white nuchal spot is present. The head top and the mantle are concolourous, being a dark grey. The primaries are narrowly edged on the outer web with white, the secondaries more broadly edged with white on the outer web. Males differ from *B. soror* males in having the head top a darker grey and with an admixture of glossy blue-black in the mantle, which feature is absent in *B. soror.*

Females have the supraloral spot white with a strong rusty tinge, the ‘supercilium’ seldom extending even as far as the eye. The nuchal spot is present though often not well marked, and is white with a buffy suffusion. There is a slight development of a buffy coloured nuchal band. The head top and the mantle are concolourous, being grey. The primaries are narrowly edged on the outer web with white, the secondaries more broadly edged with white on the outer web. The throat is white medially with the lateral margins pale buffy. The breast band is a pale buff, not deeply saturated in colour.

Both the male and female of *B. perkeo* are smaller than any other species of *Batis*. In examining *B. perkeo* I can see no geographical variation worthy of use in subdividing the species into subspecies.

Measurements: 25 ♂♂ wing 48.5 — 55.0 (51.96), tail 30.0 — 37.5 (33.86), culmen 14.0 — 16.5 (15.26) mm. 13 ♀♀ wing 49.0 — 53.5 (50.69), tail 30.0 — 35.5 (32.73), culmen 13.5 — 15.5 (14.50) mm.

Material: 50 specimens examined. (Tanzania 3, Kenya 38, Uganda 4, Sudan 2, Ethiopia 3)

Range: The interior regions of Somalia and eastern and southern Ethiopia, through the arid regions of northern and eastern Kenya to the arid regions of the extreme northeastern Tanzania. Also extends from southern Ethiopia westwards to the extreme southeastern Sudan and eastern Uganda. Inhabits wooded steppe with abundant *Acacia* and *Commiphora*.

Batis senegalensis (Linnaeus)

This species inhabits the sub-saharan woodland savannas of West Africa, to the north of the tropical lowland forests and south of the Sahara desert. It ranges from Senegal in the west to the Cameroon in the east. The only savanna species with which *B. senegalensis* approaches in range is *B. minor*. I can find no characters on which to validate the name *B. s. togoensis* Neumann: Misahöhe, Togo. Specimens examined from the western part of West Africa appear to be closely similar in colouration and size when compared with those from the eastern portions of the species range.

The characters, range etc of *Batis senegalensis* are:

Batis senegalensis (Linnaeus)

Muscicapa senegalensis Linnaeus, Systema Naturae 12th ed. 1: 327, 1766: Senegal.
Batis senegalensis togoensis Neumann, Journal für Ornithologie 55: 350, 1907: Misahöhe, Togo.

Diagnosis: Males have a white supraloral spot which is very prominent and which extends in the form of a supercilium to the nape as a very broad white stripe which is also a prominent feature of the bird. The nuchal spot is white and is bounded on both sides by the black stripes which extend from the lores, above and below the eye onto the nape. The secondary coverts are brown. The head top and mantle are not concolourous, the head top being a dark, blackish olive brown whereas the grey mantle is heavily suffused with olive-russet. There is virtually no black in the mantle of *B. senegalensis* males. The breast band is black.

Females have the breast band buff, which colour is somewhat intermediate between the colours of the breast band of *B. pririt* and *B. perkeo*, which is very much paler than the chestnut colouration of the breast band of females of *B. molitor*, *B. orientalis* (except *B. o. lynesi*) and *B. minor*. This breast band is rather similar in colouration to that in *B. soror* females. The throat has a suffusion of buff, the same colour as the breast band. This suffusion of buff is uniform and not confined to the lateral surfaces as in *B. perkeo*. The density of the suffusion of buff is somewhat variable and in some specimens examined has been hardly present. The supercilium is well marked and has a marked suffusion of buff. The white edges to the wing coverts are strongly tinted with buff, as is the supraloral spot. The upper parts are olive brown, the head top being slightly darker than the mantle. The nuchal spot is buff.

Measurements: 11 ♂♂ wing 56.5 — 61.5 (58.04), tail 40.0 — 45.5 (42.30), culmen 15.0 — 16.5 (15.75) mm. 7 ♀♀ wing 54.0 — 58.5 (55.78), tail 39.0 — 43.0 (40.92), culmen 15.0 — 17.0 (16.07) mm.

Material: 20 specimens examined. (Senegal 4, Mali 3, Ivory Coast 1, Ghana 5, Nigeria 2, Cameroon 1, 'Africa' 4.)
Range: West Africa from Senegal eastwards north of the Upper Guinea forests and south of the Sahara desert, to Nigeria and the Cameroon. Inhabits the woodland savannas of these regions.

Batis minor Erlanger

Males have the head top and the mantle dark grey, usually with a heavy suffusion of glossy blue-black, the head top is usually rather darker than the mantle. The supra loral spot is white, the white supercilium is well developed, broad, but rather diffuse and not clearly defined. It extends beyond the eye onto the hind crown, almost reaching the white nuchal spot. In some instances the white supercilium does reach the nuchal spot. The breast band is a glossy blue-black, rather narrow but narrower than in *B. molitor*, rather more like *B. soror* in width. The primaries are only very narrowly edged with white on the outer web, the secondaries are edged narrowly with white on the outer web, the edging being slightly broader than the edging to the primaries.

The females have the head top and the mantle a dark blackish grey, almost black. The supraloral spot is white and extends, as in the male, in the form of a prominent, but diffuse, white supercilium which extends almost onto the nape. The breast band is russet, as in *B. molitor* but is considerably narrower in width than in that species. The throat is white without a coloured chin spot. The colour characteristics of the primaries and the secondaries are similar to those in the males.

The grouping of the various populations of *B. minor* into formal subspecific categories has resulted in a number of subspecies being proposed. Rand (1963), though only dealing in detail with the eastern populations, admitted no fewer than seven subspecies, namely *B. m. minor*, *B. m. suahelicus* Neumann: near Moshi, Tanzania, *B. m. erlangeri* Neumann, Gara Mulata, near Harar, Ethiopia, *B. m. congoensis* Neumann: Ngombi, lower Congo, *B. m. nyanzae* Neumann: Kampala, Uganda, *B. m. chadensis* Alexander: Arrege, west of Lake Chad and *B. m. batesi* Bannerman: Bamenda, Cameroon. The populations placed by Rand as *B. m. chadensis* I place in the species *B. orientalis*. Rand gives a useful résumé of the variation within the eastern populations of *B. minor*. Chapin (1953) admitted *minor*, *erlangeri*, *nyanzae*, *suahelicus* and *congoensis*, though considering that *congoensis* was of doubtful status. Friedmann (1937) recognised *erlangeri*, *chadensis*, *nyanzae* and *suahelicus*, Gyldenstolpe (1924) admitted *nyanzae*, Traylor (1962) also admitted *nyanzae* with which he synonymised *congoensis*. Schouteden (1954) admitted both *nyanzae* and *congoensis* as valid while Friedmann & Loveridge (1937), Stone (1936) and Jackson (1938) recognised *nyanzae* and *suahelicus*.

Van Someren (1929) admitted *minor*, *suahelicus* and *nyanzae*. Benson (1946) considered *erlangeri* and *nyanzae* to be valid taxa. Bannerman (1936) admitted *congoensis* and *batesi*. Mackworth-Praed & Grant (1940, 1955) admit as the only valid subspecies *minor*, *erlangeri* and *suahelicus*. White (1963) admits only *minor* and *erlangeri* placing *suahelicus* as a synonym of *minor* and *congoensis*, *nyanzae* and *batesi* as synonyms of *erlangeri*.

In this work I propose to admit as valid subspecies of *Batis minor* the following subspecies: *minor* of southern Somalia, *suahelicus* of the eastern lowlands of Kenya and north-eastern Tanzania and *erlangeri* of Ethiopia, Sudan, Uganda, Zaire, Cameroon to Gabon and the lower Zaire and north-western Angola. I synonymise *congoensis, nyanzae* and *batesi* with *erlangeri.*

The populations grouped together as nominate *minor* from southern Somalia are very similar to those populations from eastern Kenya and Tanzania placed as *suahelicus* as regards plumage colouration. Rand (1953) found no colour differences between the Somalia populations and those of eastern Kenya and Tanzania. He admits the latter populations as *suahelicus* on the basis of their larger size. Significant levels of difference do exist between the wing and tail of these two population groupings. It would also appear that the breast band in the females of *suahelicus* is narrower than that in *minor.*

The populations placed as *erlangeri,* that is, all the populations of *B. minor* not placed here in either *minor* or *suahelicus,* are significantly larger in size than those of *minor* and *suahelicus.* On size alone absolute separation can be effected. In addition *erlangeri* has the mantle distinctly darker, a blacker grey, than in the other two subspecies and there is a greater admixture of blue-black in the mantle. The head top though is less glossy blue-black. The females of *erlangeri* have the mantle with a light suffusion of olive and the mantle is clearly more olive-brown in appearance.

B. minor nyanzae has been admitted as valid by many authors. While the colour of the head top is blacker in some specimens than in *minor, suahelicus* and the *erlangeri* populations from Ethiopia, the feature is not constant in either the populations referred to *nyanzae* or the other three groups of populations, and so is unsuitable as a distinguishing feature. The colour of the mantle hardly differs from that of *erlangeri* from Ethiopia and may have greater admixture of black than *suahelicus* and *minor* in the males. In the females the head top does appear to be darker, almost black, when compared with *suahelicus,* but it is not constantly darker than *erlangeri* from Ethiopia. The grey of the mantle is lightly suffused with olive. The breast bands of *nyanzae* and *erlangeri* from the type localities are similar. I can see no constant feature on which to separate the populations usually classed as *nyanzae* and *erlangeri* of Ethiopia. I can similarly find no differences between *nyanzae, congoensis* and *batesi.* No size differences exist between these populations.

The range of *B. minor* overlaps the ranges of five of the remaining six species of savanna dwelling *Batis* species, with *B. pririt* being the only savanna species not coming into contact with *B. minor.*

Batis minor ranges from the highlands of Ethiopia, south-eastern Sudan, southern Somalia and north-eastern Tanzania to Uganda, Zaire and northern Angola, the Gabon and Cameroon. The habitat in which *B. minor* lives differs somewhat in the different parts of its range, which covers a considerable portion of central Africa, with *minor* in drier ecotypes than *suahelicus* and *erlangeri.* While there is a limited amount of sympatry with other species of *Batis, Batis minor* is nevertheless usually ecologically separated from them.

The males of the savanna species of *Batis* are generally similar to one another, the main distinguishing characters being the colouration of the head top and mantle. Size is also an important consideration in distinguishing between the different species, but in carrying out a comparison it is necessary to compare the populations which are adjacent to one another as considerable differences exist in the different subspecies. The principal differences between the species of savanna *Batis* lie in the females where not only do colour differences exist but there are also colour pattern differences. The subspecies of *B. minor* are

Batis minor minor Erlanger

Batis orientalis minor Erlanger, Ornithologische Monatsberichte 9: 181, 1901: Juba River, Somalia.

Diagnosis: Males have the head top and mantle a dark slate grey with no admixture of glossy blue-black on the head top, but there is some glossy blue-black on the mantle. The supraloral spot is white and this extends over the eye as a prominent white supercilium.

Females have the head top and mantle dark slate grey, and have a broad chestnut breast band.

Measurements: 4 ♂♂ wing 54.0 — 56.0 (55.25), tail 34.5 — 39.0 (36.25), culmen 15.0 — 15.5 (15.17) mm. 5 ♀♀ wing 52.0 — 53.0 (52.50), tail 34.0 — 36.5 (35.50), culmen 14.0 — 15.5 (14.80) mm.

Material: 10 specimens examined (Somalia 10).

Range: Only in southern Somalia, in wooded steppe with abundant *Acacia* and *Commiphora*.

Batis minor suahelicus Neumann

Batis minor suahelicus Neumann, Journal für Ornithologie 55: 353: 1907: near Moshi, Tanzania.

Diagnosis: The males are rather similar to those of the nominate subspecies in colouration but they average somewhat larger in size of the wing and tail.

The females are likewise similar to those of the nominate subspecies in colouration but they average larger in size of the wing and tail. The breast band is narrower than that in females of the nominate subspecies.

Measurements: 24 ♂♂ wing 54.0 — 59.0 (56.75), tail 36.0 — 41.5 (38.52), culmen 15.0 — 16.5 (15.82) mm. 28 ♀♀ wing 53.0 — 59.0 (56.41), tail 36.5 — 43.0 (39.35), culmen 14.5 — 16.0 (15.43) mm.

Material: 54 specimens examined. (Tanzania 13, Kenya 41).

Range: South-eastern Kenya as far east as Endau Mt. and Kibwezi to north-eastern Tanzania as far east as Kilimanjaro Mt. and Kilosa district and south as far as the Kilwa district. Inhabits wooded steppe with abundant *Acacia* and *Commiphora* but in the south in moist undifferentiated woodland.

Batis minor erlangeri Neumann

Batis minor erlangeri Neumann, Journal für Ornithologie 55: 353, 1907: Gara Mulata, near Harar, Ethiopia.

Batis minor congoensis Neumann, Journal für Ornithologie 55: 354, 1907: Ngombi, lower Congo, Zaire.

Batis minor nyanzae Neumann, Journal für Ornithologie 55: 354, 1907: Kampala, Uganda.

Batis bella batesi Bannermann, Bulletin of the British Ornithologists' Club 44: 4, 1923: Bamenda, Cameroon.

Diagnosis: The males are larger in size of wing and tail than *minor* and *suahelicus*. The mantle is a distinctly darker, blacker, grey than in *suahelicus* and there is a greater admixture of blue-black in the mantle. The head top is less glossy blue-black than in the other two races.

Females are likewise larger in size of the wing and tail than *minor* and *suahelicus*. The mantle has a suffusion of olive and appears more olive brown than in the other two subspecies.

Measurements: 66 ♂♂ wing 57.0 — 67.5 (61.80), tail 38.0 — 51.0 (44.25), culmen 14.0 — 17.5 (16.50) mm. 49 ♀♀ wing 57.0 — 64.5 (60.98), tail 40.0 — 50.0 (44.14), culmen 15.0 — 17.5 (15.98) mm.

Material: 134 specimens examined. (Angola 8, Zaire 17, Congo Republic 2, Gabon 1, Cameroon 15, Central African Republic 3, Uganda 27, Kenya 5, Sudan 27, Ethiopia 29).

Range: The highland country of Ethiopia, the rift valley and south western Ethiopia, the south-western Sudan, western Kenya, Uganda and Uelle districts of Zaire, Central African Republic westwards to Cameroon and the Cameroon/Nigeria border, south to the Gabon, the Congo Republic and southern Congo and northern Angola. Does not inhabit the great Congo lowland forests, north and south of which it inhabits the moist savanna-forest mosiac woodland

and the moist *Isoberlinia* woodland north of the lowland forests and the forest-savanna mosiac woodland. To the east and north-east of the lowland forests in Uganda it inhabits the moist undifferentiated woodland steppe, from whence it extends north-east across the southern Sudan to Ethiopia in the relatively dry woodlands.

Batis orientalis (Heuglin)

Males of *B. orientalis* have the head top and the mantle grey, not glossy blue-black. The supraloral spot is white and a white supercilium extends from the supraloral spot past the eye to reach the nuchal spot.

Females have the head top and the mantle grey and have a russet breast band and a white throat with no russet colouration on the throat.

B. orientalis ranges from El Obeid in the northern Sudan, south-eastwards along the Red Sea to the extreme eastern Somalia and south through the eastern Sudan to the southern Sudan and Tchad and extreme north-eastern Nigeria in the region of Lake Tchad, through Ethiopia to the extreme northern areas of Kenya. This species is generally in rather dry woodland savanna country at a lower elevation than *B. minor.*

Geographical variation in the populations of *Batis orientalis* is reflected in size differences and also colour differences of the plumage. Nominate *B. orientalis* is considerably larger in wing and tail measurements than other subspecies of *B. orientalis.* The males have the head top and the mantle a dark blackish grey, the females also have the head top and the mantle a dark grey. With the exception of Friedmann (1937) most authors, for example Mackworth-Praed & Grant (1940, 1955) and White (1963) place the populations I here place as *B. o. bella* as synonymous with the nominate race. The populations I place as *bella* are considerably smaller than the nominate race, the males have the head top and the mantle paler grey than in the nominate subspecies. The females likewise have the mantle a paler grey suffused with olive. Friedmann (1937) gives the range of nominate *B. orientalis* as 'Eritrea, Bogosland, south to the western part of the Hawash Valley and into northern Shoa', and *bella* as 'northern Somaliland, the eastern part of the Hawash Valley, south to eastern Arussi-Gallaland and Gurraland to the northern part of Italian Somaliland'. As there are clear-cut colour differences between the populations I have placed as *orientalis* and *bella* and that it would appear as if there are also significant differences in the sizes of these two subspecies, I keep them distinct from one another.

I can find no evidence to support the validity of the name *B. o. somaliensis* Neumann: Denek River, Somalia, which name must be placed in the synonymy of *bella.*

In the Red Sea Province of the Sudan, populations of *B. orientalis* occur which can be distinguished from the neighbouring populations of *B. o. orientalis* and *B. o. bella.* Females of the populations of this region differ from the females in the other populations in having a paler, more yellowish breast band. To these populations the name *B. o. lynesi* Grant & Mackworth-Praed: Sinkat, Sudan, can be applied. Insufficient material was available for measurement to enable any reliable conclusions to be drawn from the size of the wings and the tails of the members of *lynesi.* It would appear that the populations assigned to *lynesi* may be smaller than those of the nominate race, but rather similar in size to the other subspecies of *B. orientalis.*

The populations placed as *B. o. chadensis* Alexander: Arrege, west of Lake Tchad, range from the western and southern Sudan westwards to the Lake Tchad area of extreme north-eastern Nigeria. *B. o. chadensis* males are virtually indistinguishable from those of the nominate race on plumage colouration, but are darker than *B. o. bella*. *B. o. chadensis* males are however smaller than those of the nominate race. The females of *chadensis* have the breast band narrower than that in the other subspecies of *B. orientalis* and the head top and the mantle are washed with brown. The remiges are brown and not black and the white supercilium is prominent and well developed. *B. o. chadensis* females are smaller than those of the nominate race.

The ranges, characters etc. of the subspecies of *B. orientalis* are as follows.

Batis orientalis orientalis (Heuglin)

Platystira orientalis Heuglin, Ornithologie Nordost-Afrikas 1: 449, 1871: Modat Valley, Ethiopia.

Diagnosis: The males have the head top and the mantle a dark blackish grey, and the females similarly have the head top and mantle a dark grey. A large sized subspecies.
Measurements: 2 ♂♂ wing 63.5 — 64.5 (64.0), tail 48.0 — 48.5 (48.25), culmen 16.5 mm. 2 ♀♀ wing 60.5 — 61.5 (61.0), tail 45.0, culmen 16.0 mm.
Material: 8 specimens examined. (Ethiopia 8).
Range: In Ethiopia, from Eritrea, Bogosland, south to the western part of the Hawash River valley and into northern Shoa. Occurs in very arid *Acacia* scrub.

Batis orientalis bella (Elliot)

Pachyprora bella Elliot, Field Museum Publications in Ornithology 1897: 47, 1897: Hullier, Somalia.
Batis orientalis somaliensis Neumann, Journal für Ornithologie 55: 351, 1907: Denek River, Somalia.

Diagnosis: The males have the head top and the mantle a paler grey than in the nominate race. The size of the wing and tail are considerably smaller than in the nominate race.

Females have the head top and the mantle a paler grey than in the nominate race and the mantle is suffused with olive. The wing and tail are smaller than in *orientalis*.
Measurements: 30 ♂♂ wing 56.0 — 60.0 (57.88), tail 37.0 — 45.5 (40.36), culmen 14.0 — 17.0 (15.29) mm. 22 ♀♀ wing 55.0 — 60.0 (56.77), tail 36.5 — 41.5 (39.98), culmen 14.0 — 15.5 (14.96) mm.
Material: 72 specimens examined. (Somalia 33, Ethiopia 37, Kenya 2).
Range: Eastern Ethiopia and northern Somalia, southern Ethiopia and extreme northern Kenya and south-eastern Sudan. Occurs in dry *Acacia* woodland.

Batis orientalis chadensis Alexander

Batis chadensis Alexander, Bulletin of the British Ornithologists' Club 21: 1908: Arrege, west of Lake Tchad.

Diagnosis: Males are virtually indistinguishable from males of the nominate race in respect of the darkness of the head top and mantle, but are paler than *B. o. bella*. The size of the wing and the tail are smaller than in the nominate race.

Females have the breast band narrower than in the other races of *B. orientalis* and the head top and the mantle are washed with brown. The remiges are brown, not black. The white supercilium is very well developed and is a prominent feature of this bird.
Measurements: 11 ♂♂ wing 56.0 — 62.0 (58.23), tail 38.0 — 43.0 (39.95), culmen 15.0 — 17.0 (16.33) mm. 14 ♀♀ wing 55.5 — 59.5 (57.28), tail 38.5 — 43.5 (41.31), culmen 16.0 mm.
Material: 34 specimens examined. (Tchad 4, Sudan 25, Central African Republic 2, Ethiopia 1, Uganda 1, Nigeria 1).
Range: Extreme western Ethiopia, Sudan westwards to Lake Tchad and extreme north-eastern Nigeria, and northern Uganda and the Central African Republic. Occurs in dry *Acacia* woodland to subdesert steppe.

Batis orientalis lynesi Grant & Mackworth-Praed

Batis orientalis lynesi Grant & Mackworth-Praed, Bulletin of the British Ornithologists' Club 60: 92, 1940: Sinkat, Sudan.

Diagnosis: Differs from the other subspecies of *B. orientalis* in that the female has a paler, more yellowish, breast band.

Measurements: 2 ♂♂ wing 56.5 — 57.5 (56.75), tail 38.0 — 41.0 (39.50), culmen 15.0 mm. 1 ♀ wing 59.0, tail 41.0, culmen 15.0 mm.
Material: 3 specimens examined. (Sudan 3).
Range: Confined to the Red Sea Province of the Sudan. Occurs in subdesert steppe.

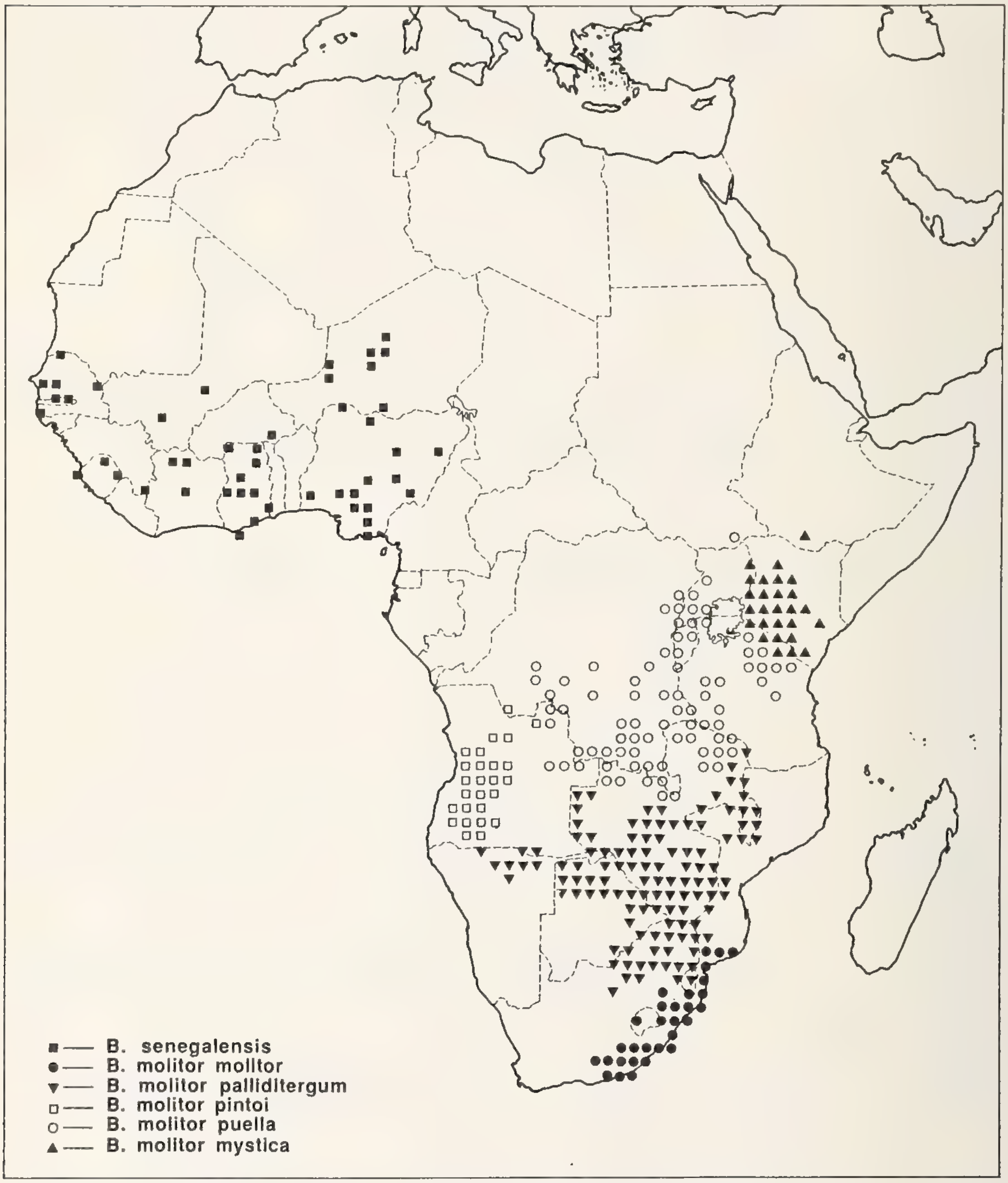

■— B. senegalensis
●— B. molitor molitor
▼— B. molitor pallidltergum
□— B. molitor pintoi
○— B. molitor puella
▲— B. molitor mystica

Fig. 3: Ranges of populations of *Batis molitor* and *Batis senegalensis.*

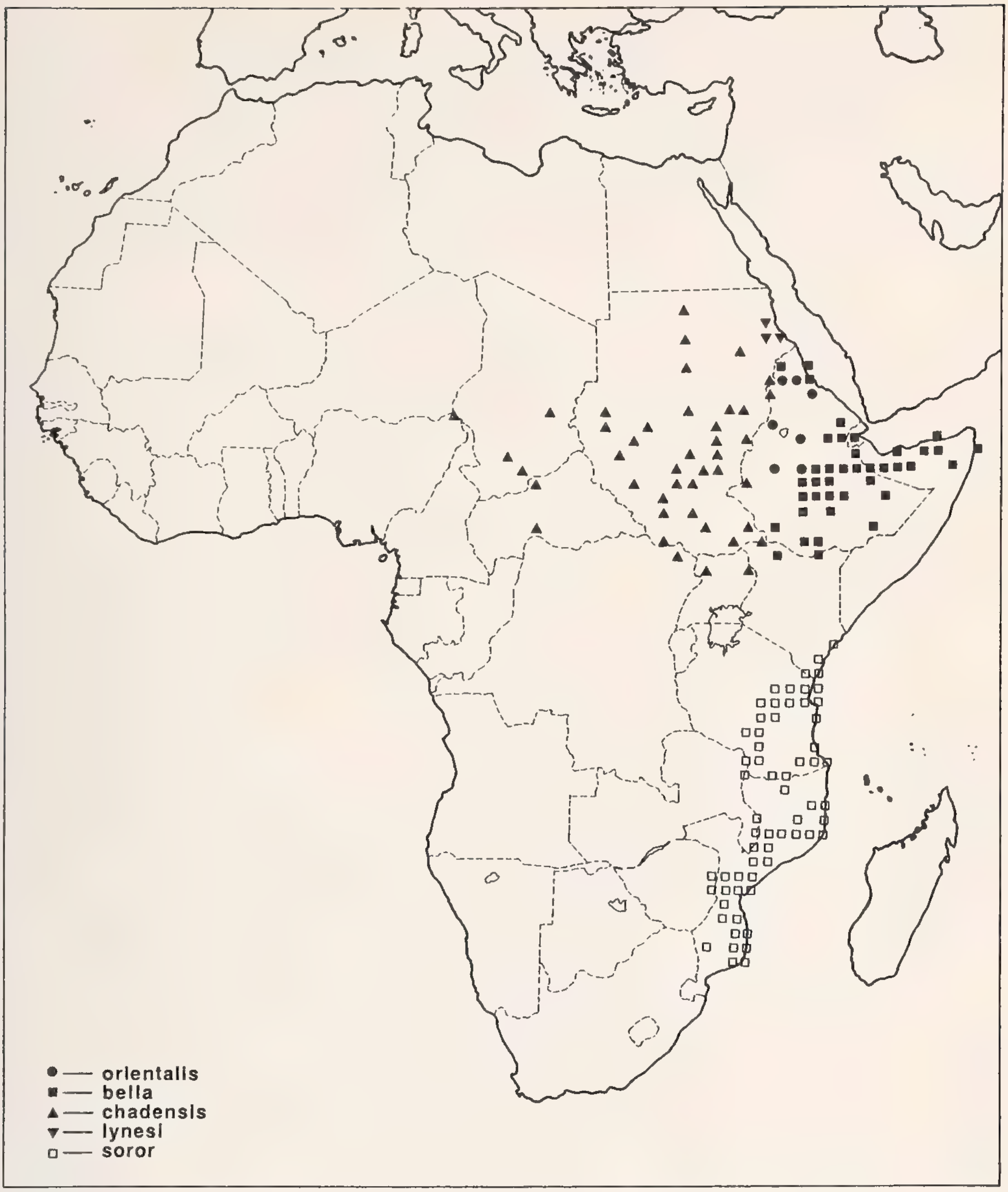


Fig. 4: Ranges of populations of *Batis orientalis* and *Batis soror*.

Comments on the evolutionary history of the savanna species of *Batis*

The modern genera of many small African passerine birds could possibly have originated during the Quaternary period (contra Sibley & Ahlquist 1985) and it is the climatic changes during this period that played an important role in altering the vegetation patterns in Africa and provided the stimulus for the evolution of many species. No work on the Quaternary changes in climate, flora and fauna would be complete without reference to Moreau's (1966) and Hamilton's (1982) work on the subject.

During the past one million years the earth has experienced a number of climatic changes resulting in glacial episodes during which the temperatures were considerably lower than at present and rainfall was markedly less than under present conditions. Major glacial periods were separated by periods during which the temperatures rose again and the rainfall also rose to levels above those of the present. These interglacial periods were interspersed with minor glacial or colder, drier periods. The last major glaciation which affected Africa had its peak at about 18,000 years Before Present.

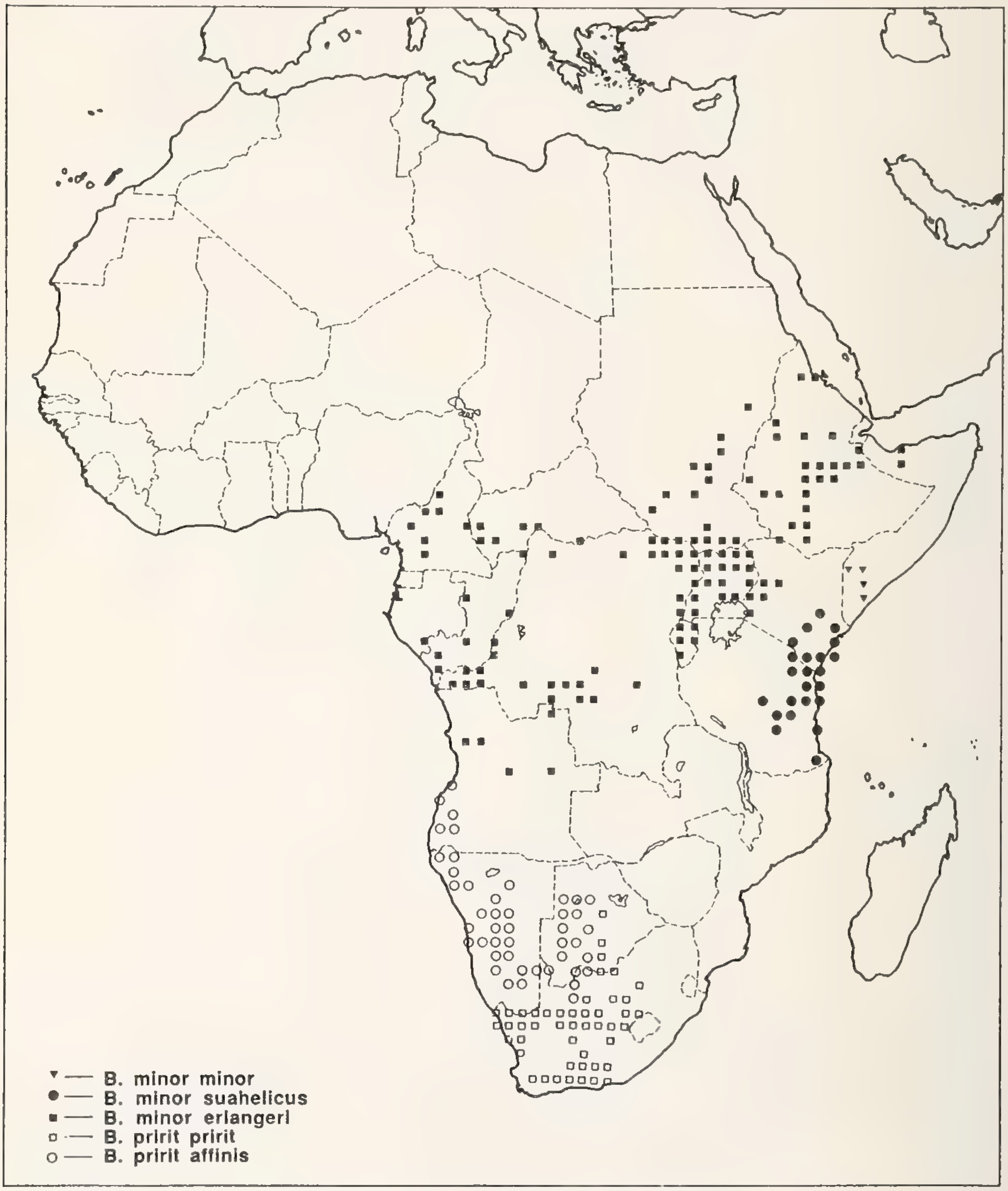

▾ — B. minor minor
● — B. minor suahelicus
▪ — B. minor erlangeri
▫ — B. pririt pririt
○ — B. pririt affinis

Fig. 5: Ranges of populations of *Batis minor* and *Batis pririt*.

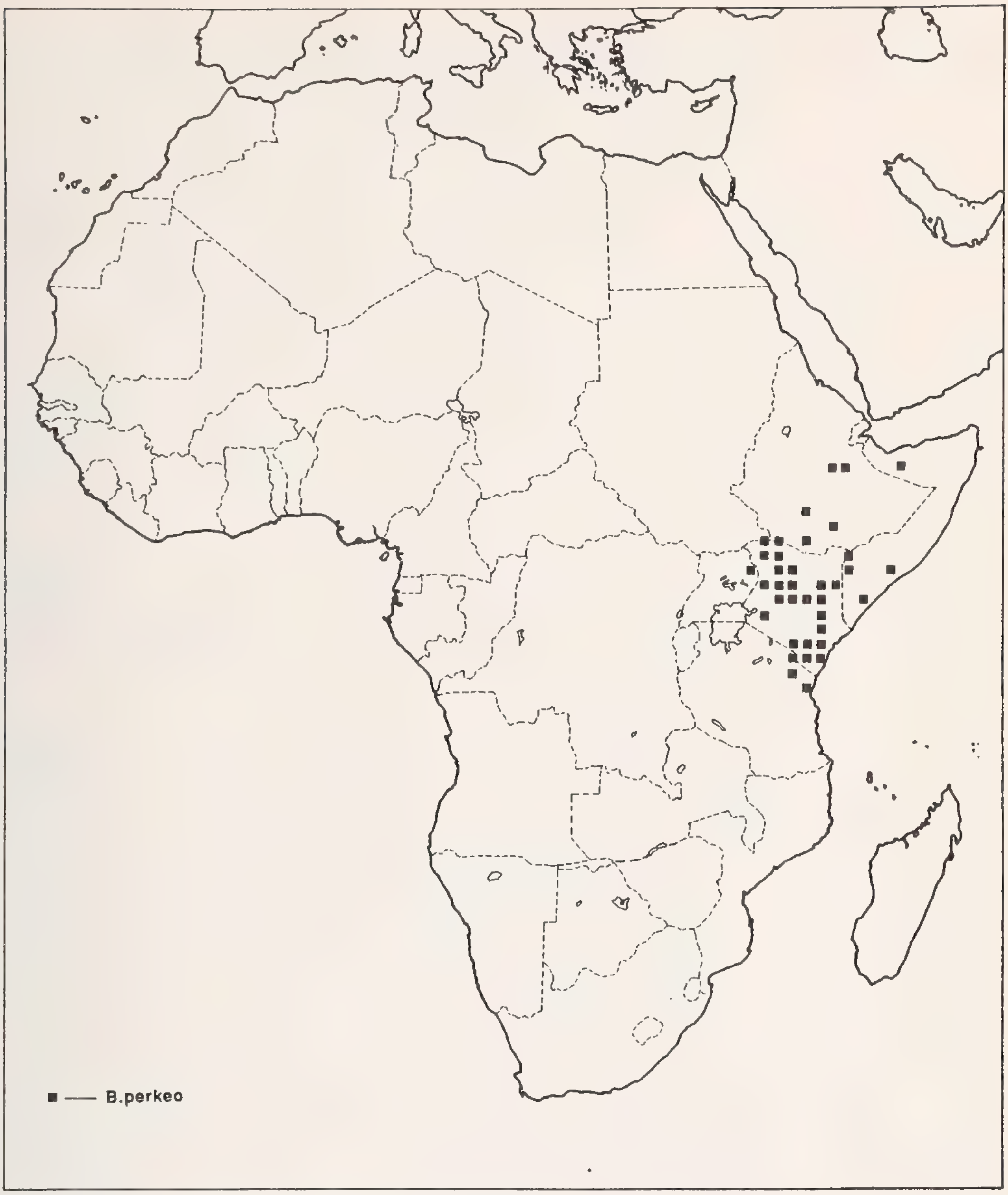


Fig. 6: Range of populations of *Batis perkeo.*

It has been reasonably well substantiated that a correlation exists between the glacial episodes in various parts of the world. Large ice sheets covered parts of the northern hemisphere during the last major glacial at 18,000 B. P. Ice sheets were not formed on the African continent though there were substantial enlargements of the glaciers on many of the high mountains in Africa.

A drop in temperature and decreased precipitation would have had wide ranging effects on the vegetation of Africa. The forests which are so dependent on precipitation, often well spaced during the year would have suffered and would have deminished to small refugia. During the interglacial periods with increased temperatures and rainfall the montane forests and their associated faunal communities would have descended to lower altitudinal levels than under present conditions. The lowland forests would likewise have extended the areas occupied by them. This expansion of the forests would have enabled the forest species of birds to expand their ranges considerably.

The expansion of the forest zones would have caused a shift in the other vegetational zones, the major one concerning the genus *Batis* being the woodland savannas, when the savanna blocks would have been fragmented. Some consideration of the evolution of the forest species of *Batis* has been given by Lawson (1986). While the glacial periods were responsible for the isolation of the populations of forest haunting species of *Batis*, it was the interglacial periods that were responsible for the evolution through isolation of the savanna species of *Batis*. The extent of differentiation of the populations isolated in their forest or savanna refugia could well have depended on the size of the isolated block of forest or savanna. The smaller the size of the isolated population the more rapid could have been the differentiation.

During the interglacial which preceded the glacial maximum of some 18,000 B. P. the savannas of Africa were fragmented by the expansions of the forests and the considerable extensions in the surface areas of the lakes. The savannas persisted in areas where local climatic conditions and elevation were such as to prevent the development of forests. They acted not only as reservoirs for the savanna populations of *Batis*, but as incubators for the species to come.

In the south-western and western parts of southern Africa a desert exists at present with a considerable semi-arid savanna belt on the periphery. These areas have considerable antiquity and at best would have had a moister type of treeveld savanna than at present, with a desert persisting due to local conditions. The populations of the savanna *Batis* which were isolated in this area attained through isolation specific status and presently bear the name *B. pririt*. It seems probable that the populations which gave rise to *B. molitor* must also have been isolated in the central parts of southern and central Africa, in the moister types of savanna which persisted in Zimbabwe, Zambia and Angola.

B. soror originated from populations sandwiched between Lake Malawi, the mountain chain sweeping from the northern Lake Malawi to north-eastern Tanzania, all of which had forests descending to lower levels which may have been continuous, and the Indian Ocean. Much of the area at present occupied by *B. soror* along the low coastal plains of eastern Africa would have been covered in lowland forest during the interpluvial period. *B. pririt*, *B. molitor* and *B. soror* all have males which are remarkably similar to one another. Differentiation has occurred principally in the females. *B. soror* is smaller than *B. molitor* in response to its low altitude range and its warmer environment.

The next group of populations to consider were those which showed a tendency to the loss of the buffy chin-spot in the females. They may well have been isolated from the more southerly populations at an earlier time which would have allowed a more pronounced development of the tendency to lose the chin spot. They were probably separated at an earlier time from these southerly populations than these populations were from one another. This may have been due to the effective barrier offered at an early stage of the development of the interpluvial period by the belt of highland country with montane forest from the northern end of Lake Malawi to north-eastern Tanzania, and the enlarged coastal lowland forests in eastern Africa. These more northerly populations were in turn isolated in patches of savanna with the prolongation of the interglacial period.

The populations now placed as *B. minor* may well have been isolated in moister treeveld savanna to the north of Lake Victoria. In *B. minor* the females lost the buffy chin-spot and both sexes developed darker head-tops and mantles in response to the moister conditions in which they lived.

Somalia, north-eastern Kenya and south-eastern Ethiopia have long been a very arid, desertic region. The populations in this area are small bodied in response to this warm, low-lying area. The females have all but lost the buffy throat patch. These populations are *B. perkeo.*

B. orientalis is a pale headed, pale mantled species in which the females, like *B. minor*, have totally lost the chin spot. This species was isolated in the dry treeveld savannas of north-central and north-eastern Africa, where such treeveld would have persisted under interglacial conditions. During the interglacial Lake Chad expanded about 500 kms north and also considerably further south than its present limits, reaching to the edge of the Cameroon highlands in the south and almost to Tibesti in the north. This Megachad would have provided a most effective barrier against movements of birds east and west of this area. *B. orientalis* originated to the east of the barrier, and *B. senegalensis* originated west of this barrier in similar dry treeveld savanna. *B. senegalensis* was the only savanna species to evolve west of Megachad as the savanna in this area was continuous and not further subdivided.

An examination of the figures derived from the mathematical analyses is of interest. Figure 1 represents the three-dimensional plot derived from the multi-dimensional scaling and Figure 2 the dendrogram derived from the U.P.G.M.A. method. All the *B. molitor* subspecies are clustered together and are derived from the same branch that gave rise to *B. soror* and *B. pririt*. This was considered to be the case with these three species. The *B. minor/B. orientalis* cluster of subspecies cluster well but the dendrogram aligns *B. orientalis orientalis* and *B. minor erlangeri* together. This complex of *B. minor* and *B. orientalis* populations is perplexing as the two are essentially separated on the darkness of the upper-parts. It is not impossible that this may be erroneous and that more than two species may be involved in this complex of species. Some of the populations are very poorly known in the field and until such time as field studies of these *B. minor/B. orientalis* populations are undertaken some doubt must be entertained as to their true relationships. The dendrogram may well be shown to be correct. In the analyses of the savanna populations, and the forest populations given in Lawson (1986), this *B. orientalis orientalis/B. minor erlangeri* cluster is the only one which does not fit the supposed relationships of the *Batis* populations based on non-mathematical considerations. Both *B. senegalensis* and *B. perkeo* show early separation from the savanna *Batis* stock, suggesting longer periods of separation and isolation or smaller populations during isolation for diversity to develop. The results of the mathematical analyses, with one exception, closely mirror the hypothesised relationships between the populations of savanna dwelling *Batis.*

Acknowledgements

I am indebted to the Directors and responsible staff of the 30 museums who loaned study material and also to the 67 museums who supplied me with information on specimens in their collections, without whose assistance this study could not have been completed.

References

Association pour l'Etude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale: Vegetation map of Africa south of the Tropic of Cancer. — Oxford: Oxford University Press, 1958.

Bannermann, D. A. (1936): The birds of tropical West Africa, volume 4. — London: Crown Agents for the Colonies.

Benson, C. W. (1946): Notes on the birds of southern Abyssinia. — Ibis 88: 180—205.

Chapin, J. P. (1953): The birds of the Belgian Congo, part 3. — Bulletin of the American Museum of Natural History 75 A.

Clancey, P. A. (1955): The description of a new race of White-flanked Batis *Batis molitor* (Hahn & Küster) from south-eastern Africa. — Ostrich 26 (1): 28—31.

— (1966): A catalogue of birds of the South African sub-region, part 4. — Durban Museum Novitates 7 (12): 465—544.

— (1969): Systematic and distribution notes on Moçambique birds. — Durban Museum Novitates 8 (15): 264—265.

— (1971): A handlist of the birds of southern Moçambique, part 2. (Passeriformes). — Memorias do Instituto de Investigacao Cientifica de Moçambique (Ser. A) 11: 1—167.

— (editor) (1980): S.A.O.S. Checklist of southern African birds. — Johannesburg: South African Ornithological Society.

Friedmann, H. (1937): Birds collected by the Childs-Frick expedition to Ethiopia and Kenya Colony, part 2. Passeres. — United States National Museum Bulletin (153): 1—506.

— & A. Loveridge (1937): Notes on the ornithology of tropical east Africa. — Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 81 (1): 1—413.

Hamilton, A. C. (1982): Environmental history of East Africa: a study of the Quaternary. — London: Academic Press.

Irwin, M. P. S. (1962): The specific status of *Batis soror* and its relationship to *Batis molitor*. — Ostrich 33 (3): 17—28.

Jackson, F. J. (1938): The birds of Kenya Colony and the Uganda Protectorate, volume 2. — London: Gurney & Jackson.

Lamm, D. W. (1953): Taxonomic status of *Batis molitor soror*. — Ostrich 24 (3): 171—173.

Lawson, W. J. (1963): A contribution to the ornithology of Sul do Save, southern Moçambique. — Durban Museum Novitates 7 (4): 73—124.

— (1966): The genus *Batis* in southern Africa. — Ostrich supplement 6: 53—55.

— (1986): Speciation in the forest-dwelling populations of the avian genus *Batis*. — Durban Museum Novitates 13 (21): 285—304.

— & P. Stabler, (in prep.): Phenetic relationships among forest dwelling populations of the genus *Batis* (Platysteirinae).

Mackworth-Praed, C. W. & C. H. B. Grant (1940): On the races of *Batis orientalis* (Heuglin) and *Batis minor* Erlanger occurring in Eastern Africa, and the status of *Batis perkeo* Neumann. — Ibis 14th series, 4: 735—738.

— & — (1955): Birds of eastern and north-eastern Africa, volume 2. — London: Longman.

— & — (1963): Birds of the southern third of Africa, volume 2. — London: Longman.

Moreau, R. E. (1940): Contributions to the ornithology of the East African Islands. — Ibis 14th series, 4 (1): 48—91.

— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — London: Academic Press.

Paterson, H. E. H. (1985): The recognition concept of species. — In Species and speciation, edited by E. S. Vrba, Transvaal Museum Monograph no. 4: 21—29.

Peters, J. L. & A. Loveridge (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in east and central Africa. 2. Birds. — Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 89 (5): 217—275.

Rand, A. L. (1963): Notes on flycatchers of genus *Batis*. — Fieldiana Zoology 34 (10): 133—148.
Reichenow, A. (1902): Die Vögel Afrikas, volume 2. — Neudamm.
Roberts, A. (1936): Report upon a survey of the higher vertebrates of north-eastern Zululand. — Annals of the Transvaal Museum 18 (3): 163—251.
— (1940): The birds of South Africa. London: Witherby.
Schouteden, H. (1954): De Vogels van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi. — Annales du Musee Royal du Congo Belge, C — Zoologie, Serie 4, 4 (1): 1—228.
Sclater, W. L. (1930): Systema Avium Aethiopicarum. — London: British Ornithologists' Union.
Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1985): The relationships of some groups of African birds based on comparisons of the genetic material, DNA. — In: Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates: Systematics, Phylogeny and Evolutionary History, edited by K. L. Schuchmann. Bonn: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 1985: 115—161.
Smithers, R. H. N., M. P. S. Irwin & M. Paterson (1957): A checklist of the birds of Southern Rhodesia. — Cambridge: Rhodesian Ornithological Society.
Stone, W. (1936): Zoological results of the George Vanderbilt African Expedition of 1934. Part 6. Birds. — Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 88: 529—598.
Takane, Y., F. W. Young & J. de Leeuw (1977): Nonmetric individual differences multidimensional scaling: an alternative least squares method with optimal scaling features. — Psychometrica 42: 7—67.
Traylor, M. A. (1962): Notes on the birds of Angola: passeres. — Publicacoes culturais da Companhia de Diamantes de Angola (58): 53—142.
van Someren, V. G. L. (1929): Notes on the birds of Jubaland and the Northern Frontier, Kenya. — Journal of the East Africa Natural History Society 35: 25—70.
— (1932): Birds of Kenya and Uganda, being addenda and corrigenda to my previous paper in "Novitates Zoologicae", 29, 1922. — Novitates Zoologicae 37: 252—380.
Vincent, J. (1934): The birds of northern Portuguese East Africa. Comprising a list of, and observations on, the collections made during the British Museum Expedition of 1931—32. Part 2. — Ibis 13th series, 4: 126—160.
White, C. M. N. (1963): A revised check list of African flycatchers, tits, tree creepers, sunbirds, white-eyes, honey eaters, buntings, finches, weavers and waxbills. — Lusaka: Government Printer.
Winterbottom, J. M. (1962): Letters to the editor (Note on *B. molitor* and *B. soror*). — Ostrich 33 (4): 41.
Young, F. W., Y. Takane & R. Lewyckyj (1978): ALSCAL: A nonmetric multidimensional scaling program with several individual-differences options. — Behavior Research Methods and Instrumentation 10: 451—453.

Walter J. Lawson, School of Australian Environmental Studies, Griffith University, Nathan, Queensland, Australia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 47—57	Bonn, März 1987

Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppell, 1835 aus der Arabischen Republik Jemen

J. Peter Fritz & Felix Schütte

Abstract. The geckonid lizards *Pristurus crucifer*, *P. flavipunctatus*, *P. popovi* and *P. rupestris* were collected in the Yemen Arab Republic in spring 1985. Data are presented on the distribution, ecology and morphometric variability of the four species.

Key words. Reptilia, Gekkonidae, *Pristurus*, distribution, ecology, morphometrics, Yemen Arab Republic.

Einleitung

Die Arabische Republik Jemen erstreckt sich zwischen 12°40' und 17°30' nördlicher Breite über 500 km, sowie zwischen 42°40' und 46° östlicher Länge über 400 km. Das Land zeichnet sich durch eine starke naturräumliche und klimatische Gliederung aus. Die Tihama, Küstenebene des Roten Meeres, die bis etwa 300 m ansteigt und eine Breite von ca. 40 km erreicht, ist regenarm und zählt mit sommerlichen Temperaturen von über 45°C zu den heißesten Gebieten der Erde. Die mittlere Jahrestemperatur liegt über 30°C; die Luftfeuchte erreicht oftmals 90 %. Die Randstufen des Gebirges zwischen 1000—2000 m über NN erhalten mit ca. 1000 mm die höchsten Niederschlagswerte im Land. In der oberen Randstufe führt Nebelbildung oft zu einem Anstieg der relativen Luftfeuchtigkeit. Ab 1800 m können in den Wintermonaten Nachtfröste auftreten. Auch im Hochland (bis 2700 m) und im Hochgebirge (3700 m über NN) sinken die winterlichen Nachttemperaturen oftmals unter 0°C. Die Luft ist hier trocken. Kennzeichnend für diese Höhenstufen sind die großen Temperaturdifferenzen zwischen Tag und Nacht. Der Jahresniederschlag erreicht 400 mm. Der aride Osten (unter 2200 m) zeichnet sich durch extrem niedrige Luftfeuchte mit ebenfalls starker Tag/Nacht Temperaturdifferenz aus. Da die Monsunregenfälle dieses Gebiet nicht erreichen, bleibt der Jahresniederschlag unter 200 mm (Länderbericht Jemen 1985, Deil & Müller-Hohenstein 1983, Dequin 1976).

Auf Grund der starken Zonierung dieses südwest-arabischen Gebietes ergeben sich besonders für die Reptilien, aber auch für die zeitweise wassergebundenen Amphibien die unterschiedlichsten Lebensmöglichkeiten. Ein interessantes Beispiel hierfür sind die Geckos der Gattung *Pristurus*. Während einer herpetologischen Forschungsreise in den Nordjemen im Frühjahr 1985 (Fritz 1985, Schütte 1986) konnten 4 Arten im Freiland beobachtet und gesammelt werden. Ziele der folgenden Ausführungen sollen die Darstellung der 4 *Pristurus*-Arten und der dazu gehörenden ökologischen Daten, eine Diskussion der Variabilität, sowie eine ökologische Abgrenzung der untersuchten nord-jemenitischen Arten sein.

Ergebnisse

Pristurus crucifer (Valenciennes, 1861)

Diagnose: *P. crucifer* ist eine mittelgroße Art, deren Kopf sich durch ein schnabelförmiges Maul und die kleine, runde bis ovale Ohröffnung auszeichnet. Die Nasenöffnung wird durch ein Nasale begrenzt; das Mentale ist gleich breit wie lang. Die Dorsalia sind deutlich größer als die Ventralia. Bei ♂ ist der Schwanz oberseits stark, unterseits schwach gekielt, bei ♀ nur oberseits schwach gezähnt. Auffällig ist der gelborange Rückenstreifen.

Fundorte im Nord-Jemen (Abb. 1): Khawkhah (ZFMK 43321—43350); 5 km nördlich von Hodeidah (ZFMK 43320).

Artverbreitung: In Afrika besiedelt die Art Äthiopien und Somalia, in Asien die Küstengebiete des südwestlichen Arabiens (Loveridge 1947, Parker 1942, Scortecci 1935, Tornier 1905).

Ökologie: *P. crucifer* lebt bei Khawkhah in unmittelbarer Meeresnähe in flachen sandigen Gebieten mit niedrigem Halophytenbewuchs, aber auch auf bewachsenen Sanddünen und im Bereich lichter Palmenhaine. Auch auf Müllhalden wurde diese Art angetroffen. Bei Hodeidah lebt die Art in ähnlichen Biotopen, zwei Tiere konnten auf einer 2 m hohen Steinmauer angetroffen werden. Selten wurden ungeschützt laufende Tiere beobachtet, meist fanden sich die Geckos einzeln im spärlichen, stacheligen buschigen Bewuchs. Verschiedene im Februar gefangene ♀ waren mit je einem relativ großen, einzelnen Ei trächtig; während frisch geschlüpfte Jungtiere weder gefangen noch beobachtet werden konnten, wurden einige semiadulte aus dem Vorjahr gefangen, deren Kopf-Rumpf-Länge zwischen 15 und 18 mm lagen.

Verschiedentlich wurden Tiere beim Fang kleiner Spinnen beobachtet. Die Tatsache, daß dies sogar während der Flucht geschah, zeigt, daß das Nahrungsangebot in den natürlichen Biotopen gering ist. Tiere von Müllplätzen mit reichlicherem Insektenangebot waren deutlich kräftiger und größer.

Merkmalsvariationen: Untersuchungen zur Variabilität von *P. crucifer* innerhalb des Verbreitungsgebietes stehen bis heute noch aus. Ansatzweise lassen sich jedoch einige Merkmale aus der Arbeit von Loveridge (1947) für afrikanische Vertreter dieser Art entnehmen. Eine Zusammenfassung der Unterschiede zwischen nordjemenitischen und nordostafrikanischen *P. crucifer* gibt Tabelle 1.

In der Beschuppung zeigen sich einige deutliche Unterschiede zwischen afrikanischen und jemenitischen Populationen. So liegt die Zahl der Internasalen bei jemenitischen Tieren mit einem Mittelwert von 4,35 unter dem von Loveridge angegebenen Bereich von 5—6. Während süd-arabische *P. crucifer* immer nur ein Nasale pro Nasenöffnung ausbilden, treten bei afrikanischen Tieren meist 3 auf.

Weitgehende Übereinstimmung zeigen die Zahlen der oberen und unteren Labialen, jedoch macht sich bei diesem Vergleich das Fehlen genauerer statistischer Angaben für Nordost-Afrika negativ bemerkbar. Eine Tendenz zur Erhöhung der Lamellenzahl läßt sich bei der untersuchten jemenitischen Population erkennen.

Insgesamt sind die Unterschiede zwischen afrikanischen und jemenitischen Populationen so groß, daß beiden Gruppen der Status von eigenständigen Unterarten zuerkannt werden muß. Da jedoch Material aus dem afrikanischen Verbreitungsareal nicht zur Verfügung stand, muß diese Statusfrage einer umfassenden Revision der Gattung *Pristurus* vorbehalten werden.

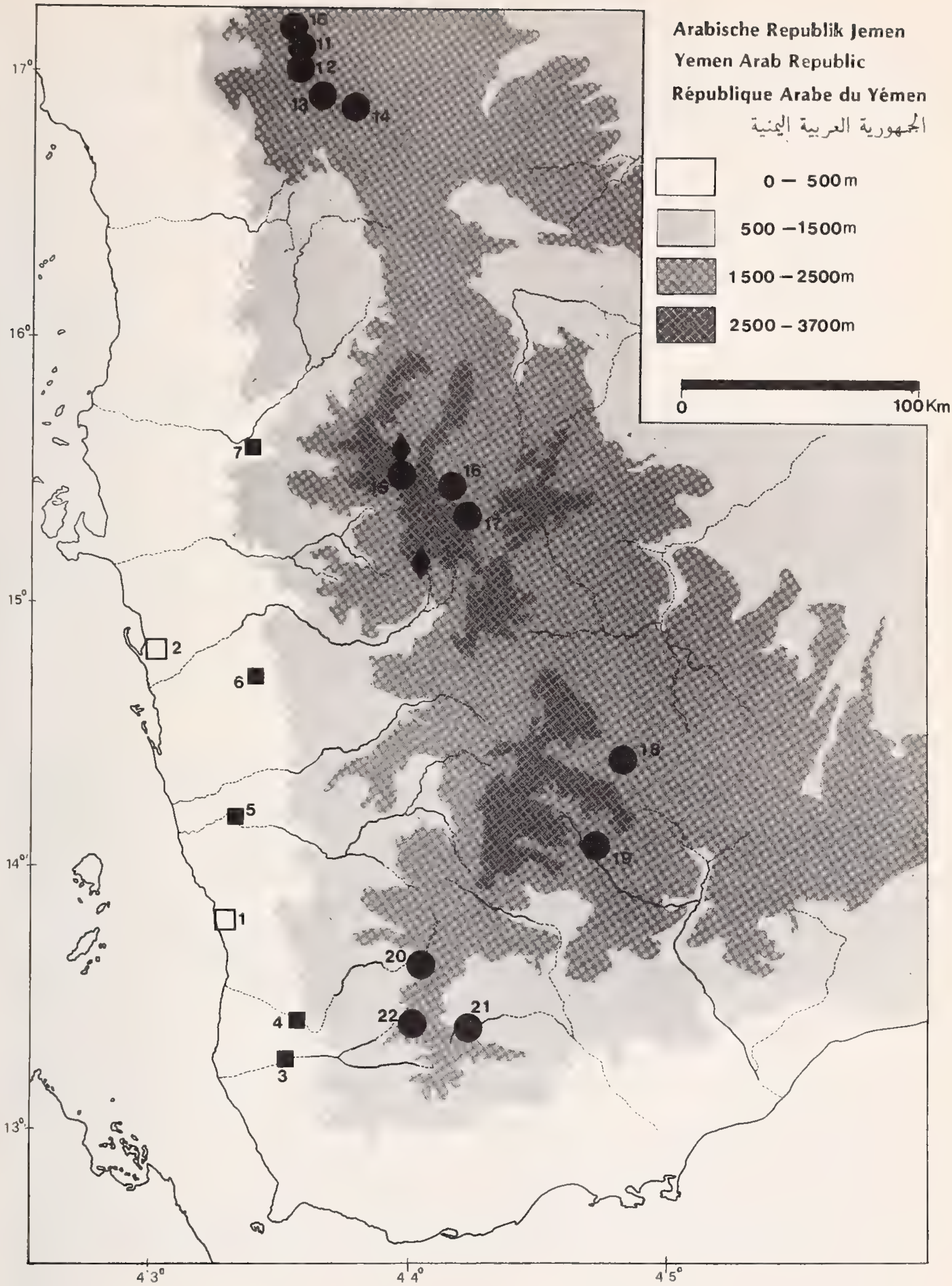

Arabische Republik Jemen
Yemen Arab Republic
République Arabe du Yémen
الجمهورية العربية اليمنية
0 – 500 m
500 – 1500 m
1500 – 2500 m
2500 – 3700 m
0
100 Km
17°
16°
15°
14°
13°
43°
44°
45°
1
2
3
4
5
6
7
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

Abb. 1: *Pristurus*-Fundorte in der Arabischen Republik Jemen; ☐ *Pristurus crucifer,* ■ *Pristurus flavipunctatus,* ◆ *Pristurus popovi,* ● *Pristurus rupestris*; Fundorte: (1) Khawkhah; (2) Hodeidah; (3) Wadi Mawza; (4) Wadi Rasyan; (5) Wadi Zabid; (6) Al Mansuriah; (7) At Tur; (8) 34 km westl. Sana'a; (9) Thula; (10) 75 km nördl. Sada; (11) 60 km nördl. Sada; (12) 45 km nördl. Sada; (13) 38 km nördl. Sada; (14) Sada; (15) Shibam; (16) Shamlan; (17) Sana'a; (18) Rada; (19) Damt; (20) Oberlauf Wadi Rasyan; (21) Ad Dimnah; (22) Oberlauf Wadi Mawza.

Tabelle 1: Merkmalsvariation zwischen jemenitischen und nordafrikanischen Populationen von *Pristurus crucifer.*

	Afrika*	Jemen n = 31	$\bar{x} \pm s$
größte KRL	40 mm	35 mm	—
größte SchL	52 mm	59 mm	—
Internasalgranulae	5—6	2—6	4,35 ±1,18
Nasalia	3	1	1,00 ±0,00
Sublabialia	4—5	4—6	5,07 ±0,44
Supralabialia	5—6	5—6	5,81 ±0,40
Subdigitallamellae 1. Zehe	9	8—10	9,03 ±0,47
Subdigitallamellae 4. Zehe	18—20	16—24	20,19 ±1,45
Schwanzkamm	oberseits deutl. gekielt unterseits schwach gekielt	oberseits deutlich gekielt unterseits schwach gekielt	
Schwanzkamm	oberseits schwach gekielt oder fehlend	oberseits selten schwach gekielt, meist fehlend	

* nach Loveridge 1947

Pristurus flavipunctatus Rüppell, 1835

Diagnose: *P. flavipunctatus* ist ein mittelgroßer Vertreter seiner Gattung mit breiter, kurzer Schnauze, kleiner Ohröffnung, und größeren Ventralia als Dorsalia. Der gut ausgebildete Kamm der ♂ beginnt im letzten Drittel des Rumpfes, bei ♀ ist er wesentlich schwächer ausgeprägt. Bei lebenden Tieren fällt ein deutlicher oranger Rückenmittelstreifen auf.

Artverbreitung: Die Art besiedelt den Nordosten Afrikas, von Südost-Ägypten bis Somalia, auf der Arabischen Halbinsel in ihrer Nominatform die Küstengebiete des Roten Meeres und in ihrer Subspecies *P. f. guweirensis* Jordanien (Loveridge 1947, Marx 1968, Haas 1951).

Fundorte im Nord-Jemen (vgl. Abb. 1): Wadi Mawza (ZFMK 43473, 43474, 43499, ZFMK 43500); At Tur (ZFMK 43495); 10 km nordöstlich Al Mansuriah (ZFMK 43511—43514); Wadi Rasyan (ZFMK 43508, 43509); Wadi Zabid (Beobachtung).

Ökologie: Alle beobachteten und gesammelten Exemplare lebten auf verschiedenen Baumarten, wie *Phoenix*, *Acacia* etc. Bei Tage hielten sich die Tiere immer im unteren Bereich der Bäume auf, nicht höher als 2 m über dem Boden. Sie flüchteten bei Annäherung auf den rückwärtigen Teil des Stammes, bei weiterhin drohender Gefahr bis in die Baumkrone. Oftmals konnten mehrere Tiere am selben Baum beobachtet werden.

Die Art besiedelt im Nord-Jemen die Gebiete der Küsten- und Gebirgstihama bis in Höhen von etwa 500 m.

Merkmalsvariation innerhalb des Verbreitungsgebietes: Aus der Literatur (Loveridge 1947) und dem wenigen verfügbaren Vergleichsmaterial (SMF 8245, Holotypus Massaua, Abessinien, Rüppell 1834; SMF 8246—8247, Paratypen Massaua

Abessinien, Rüppell 1834; SMF 22505 Kordofan, Werner 1932) ergeben sich keine großen Unterschiede zwischen nord-jemenitischen und ostafrikanischen *P. flavipunctatus*-Populationen. Eine Übersicht zeigt Tabelle 2.

Auch in der Habitatwahl besteht Übereinstimmung, so bezeichnet Loveridge diesen kleinen Gecko als „principally arboreal". In Somalia kommt er in Höhen bis 1500 m vor.

Tabelle 2: Merkmalsvariation zwischen jemenitischen und ostafrikanischen Populationen von *Pristurus flavipunctatus*.

	Afrika*	Jemen	$\bar{x} \pm s$
Internasalgranulae	1—2	1—3	1,45 ±0,50
Nasalia + Rostrum	2—3 +R	2—3 +R	2,90 ±0,30
Supralabialia	6—8	6—8	6,90 ±0,54
Sublabialia	4—6	4—6	5,20 ±0,75
Lamellae 1. Zehe	8	8—10	9,40 ±0,66
Lamellae 4. Zehe	18—22	18—24	21,60 ±1,56
Maximale KRL	40 mm	36 mm	—
Maximale SchL	52 mm	52 mm	—
n	?	10	

* nach Loveridge 1947

Pristurus popovi Arnold, 1982

Diagnose: *P. popovi* gehört zu den großen Arten seiner Gattung. Die Kopfform ist etwas länger als bei *P. rupestris*, je Maulseite finden sich 6—8 Supra- und 4—6 Sublabialen. Die Nasenöffnungen werden vom Rostrum, dem Supranasale und 2—3 Postnasalia umgeben. 4—5 Internasalgranulae trennen die beiden Supranasalschilder. Die Ohröffnung ist rund bis leicht oval. Die Dorsalia übertreffen die Ventralia deutlich in ihrer Größe; die 1. Zehe des Hinterfußes trägt 8—10, die 4. Zehe 19—23 Lamellen.

Bei ♂ fällt der große einreihige Schwanzkamm auf. Der Schwanz ist lateral abgeflacht und unterseits ebenfalls deutlich gezähnt. ♀ besitzen diese Merkmale nur weniger ausgeprägt.

Artverbreitung: Arnold (1982) beschreibt diese Art von Jabal Sawdah, Asir Provinz, Saudi-Arabien (12 Tiere) und vom An Nabi Schu'ayb aus dem Nord-Jemen (1 Exemplar).

Fundorte im Nord-Jemen (Abb. 1): 34 km westlich Sana'a (ZFMK 43520—43528); Thula (ZFMK 43516—43519); weitere 6 Exemplare des erstgenannten Standortes sind bisher noch nicht katalogisiert, wurden aber zu den Untersuchungen z. T. mit herangezogen.

Ökologie: *P. popovi* lebt 34 km westlich von Sana'a auf Felsen und in den Legesteinmauern der Feldterrassen. Dieser Fundort liegt in ca. 2800 m Höhe. Die Populationsdichte ist sehr hoch, so wurden an einem nur 10 m langen und 30 cm hohen Steinwall über 25 Tiere gezählt. Bei Gefahr flüchteten sie in Spalten und Mauerritzen. Im Februar und März waren die meisten Tiere während des Nachmittages aktiv.

In Thula besiedelt die Art den Bereich des Burgfelsens, die umliegenden kleineren Ebenen werden von *P. rupestris* bewohnt. Die Tiere dieses Fundortes erscheinen deutlich größer und kräftiger als die aus größerer Höhe. Insgesamt ist diese Art als Hochgebirgsform anzusehen.

Merkmalsvariation innerhalb des Verbreitungsgebietes: Das vorliegende saudische und jemenitische Material läßt auf Grund seines geringen Umfangs keine eindeutigen Aussagen zur Variabilität zu. Ein erster Ansatz zeigt aber bei weitgehender Übereinstimmung in der Zahl der Lamellen, Labialen und Nasalia eine deutliche Zunahme der Internasalgranulae bei jemenitischen Tieren. Innerhalb des Jemen zeichnen sich weitere Unterschiede ab, so scheint die westlich von Sana'a gefundene Population durchschnittlich zu einer Erhöhung der Lamellenzahl zu tendieren, jedoch ist eine endgültige Aussage wegen des geringen Stichprobenumfangs aus Thula nicht möglich. Dies gilt auch für die Zahl der Labialen. Eine Zusammenfassung der vorläufigen Ergebnisse zeigt Tabelle 3.

Tabelle 3: Merkmalsvariationen zwischen verschiedenen Populationen von *Pristurus popovi.*

	34 km westl. Sana'a	Thula	Jemen gesamt	Saudi Arabien*
Internasalia	4—5	4—5	4—5	3—5
$\bar{x}\pm s$	4,22±0,42	4,25±0,43	4,23±0,42	3,54±0,63
Nasalia + R	3—4±R	2—3+R	2—4+ R	3—4+R
$\bar{x}\pm s$	3,44±0,50	2,80±0,40	3,15±0,55	?
Supralabialia	6—8	6—7	6—8	6—7
$\bar{x}\pm s$	7,00±0,47	6,50±0,50	6,92±0,73	?
Sublabialia	4—6	5—6	4—6	5—6
$\bar{x}\pm s$	5,00±0,47	5,50±0,50	5,15±0,53	?
Subdigitallamellae				
1. Zehe hinten	9—10	8—9	8—9	9
$\bar{x}\pm s$	9,11±0,31	8,75±0,43	9,00±0,41	?
Subdigitallamellae				
4. Zehe hinten	19—23	20—23	20—23	20—24
$\bar{x}\pm s$	22,78±0,92	21,75±1,09	21,77±0,97	?
n	9	4	13	12

* nach Arnold (1982)

Pristurus rupestris Blandford, 1874

Diagnose: *Pristurus rupestris* gehört zu den mittelgroßen Arten seiner Gattung. Die Schnauze ist relativ breit, die Nasenöffnung wird von 2—4 Nasalen und dem Rostrum umgeben. Die beiden Supranasalia sind durch 3—6 Internasalia getrennt. Die Anzahl der Supralabialen liegt zwischen 5—8, die der Sublabialen zwischen 4—5. Die Ohröffnung ist fast rund oder leicht oval, ebenso die Form des Auges. Die Dorsalschuppen sind etwas größer (selten gleich groß) als die Ventralschuppen. Bei männlichen Tieren trägt der Schwanz dorsal einen einreihigen Kamm, bei weiblichen fehlt dieser oder ist nur schwach angedeutet.

Artverbreitung: *Pristurus rupestris* besiedelt das westliche Pakistan, den Iran, die Inseln und Küsten des Persischen Golfs sowie den gesamten südlichen Teil der Arabischen Halbinsel, in Afrika die Küsten und Gebirgszonen von Somalia (Loveridge 1947, Arnold 1980).

Fundorte im Nord-Jemen (vgl. Abb. 1): 75 km nördlich Sada (ZFMK 43496); 60 km nördlich Sada (ZFMK 43501, 43502); 45 km nördlich Sada (ZFMK 43504, 43505); 36 km nördlich Sada (ZFMK 43462, 43494); Shibam (ZFMK 43471, 43472); Sada (ZFMK 43497, 43498); Shamlan (ZFMK 43515); Sana'a (ZFMK 43465—43470, 43503); Rada (ZFMK 43463, 43506); Damt (ZFMK 43464, 43487, 43491—43494); Ad Dimnah (ZFMK 43507); Ad Dimnah/Damt (ZFMK 43475—43486); Oberlauf des Wadi Mawza (ZFMK 43499, 43506); Wadi Rasyan (ZFMK 43474, 43508, 43509).

Ökologie und Biotop: Wie oben schon erwähnt, ist *Pristurus rupestris* eine im Jemen weit verbreitete Art. Man trifft ihn im felsigen Gelände mit wenig bis viel Bewuchs an, meist in direkter Nähe zu Felsspalten oder Steinen, die ihm bei Gefahr als Zuflucht dienen. Nur selten wurden Tiere in Höhen von mehr als einem Meter über dem Erdboden beobachtet, ebenso nur ausnahmsweise an Bäumen. Gerne besiedelt werden arabische Friedhöfe, aufgeschütteter Schotter der Straßenbefestigungen und verlassene Hausruinen.

Die Art erreicht bei Sana'a Höhen von 2500 m über NN. Ihr niedrigster Fundort liegt bei ca. 700 m, auf Meereshöhe wurde sie nie beobachtet. Klimatisch ist für das Verbreitungsgebiet eine starke Tag/Nacht Temperaturdifferenz typisch, wobei in einigen Teilen winterliche Tiefsttemperaturen unter dem Gefrierpunkt festzustellen sind.

Während des Untersuchungszeitraums wurden Tiere dieser Art bei sonniger Witterung zu allen Tageszeiten angetroffen, nie jedoch nach Anbruch der Dunkelheit. *Pristurus rupestris* ist sowohl im natürlichen Lebensraum wie auch im Terrarium eine stark territoriale Art. Begegnen sich zwei Tiere, so wird der Eindringling mit ruckartigem Anheben des gesamten Körpers und mit verschiedenen Bewegungen des Schwanzes vom Revierinhaber bedroht. So konnte des öfteren, sowohl im Habitat als auch im Terrarium ein dorsalwärtiges Aufrichten und Einrollen des Schwanzes beobachtet werden, gelegentlich kommt es auch nur zu einer seitlichen schlängelnden Bewegung. Flieht daraufhin das eindringende Tier nicht, so beginnt ein Kampf, wobei manchmal ein Stück des Schwanzes abgebissen wird. Die weiblichen Tiere legten im Terrarium im Frühjahr (April) und im Spätsommer (September) je ein einzelnes Ei in den trockenen Sand unter Steinen. Es war hartschalig, fast rund und ca. 7 mm lang. Über die Zeitigungsdauer liegen bisher noch keine Erkenntnisse vor.

Merkmalsvariation innerhalb jemenitischer Populationen: Um eventuell auftretende intraspezifische Variationen in der Beschuppung innerhalb des Untersuchungsgebiets festzustellen, wurden drei Populationen ausgewertet, jeweils eine aus der Region um Sada im nördlichen Landesteil, aus der Umgebung der Hauptstadt Sana'a in der Landesmitte sowie eine aus der Region um Taiz (Damt/Dimnah) im Süden. Die Auswahl der untersuchten Merkmale erfolgte nach Loveridge (1947). Die Ergebnisse werden in Tab. 4 dargestellt. Beim Vergleich der intranasalen Granulae zeigt sich ein auffälliges Nord-Süd Gefälle mit einer kontinuierlichen Abnahme der Granulae-Anzahl.

Die Nasenöffnung wird in der Regel von 3, selten 2 oder 4 Nasalia sowie dem Rostrum begrenzt. Die Anzahl der Supralabialen liegt bei den Populationen aus Sada

Tabelle 4: *Pristurus rupestris*: Vergleich verschiedener nordjemenitischer Populationen.

	Sada	Sana'a	Damt/ Dimnah	Jemen gesamt
Internasalia	4—5	3—5	3—4	3—6
$\bar{x}\pm s$	4,33±0,47	4,00±0,53	3,20±0,40	—
Nasalia + R	3+R	3+R	2—3+ R	2—4+R
$\bar{x}\pm s$	3,00±0,00	3,00±0,00	2,93±0,25	—
Supralabialia	5—6	6—8	5—7	5—8
$\bar{x}\pm s$	5,83±0,37	7,14±0,83	6,00±0,37	—
Sublabialia	4—5	4—5	4—5	4—5
$\bar{x}\pm s$	4,67±0,47	4,63±0,48	4,73±0,44	—
Subdigitallamellae 1. Zehe hinten	8— 9	9—10	7—8	7—9
$\bar{x}\pm s$	8,67±0,47	9,75±0,43	8,93±0,25	—
Subdigitallamellae 4. Zehe hinten	18—20	19—21	17—21	17—23
$\bar{x}\pm s$	18,67±0,75	20,86±0,99	19,33±1,45	—
n	6	7	15	34

und Damt/Dimnah durchschnittlich etwa bei 6 und in der Population aus der Gegend um Sana'a mit durchschnittlich 7 etwas höher, wobei hier auch der Extremwert für das gesamte jemenitische Untersuchungsmaterial mit 8 Supralabialen erreicht wird. Die durchschnittliche Anzahl der Sublabialen liegt für alle drei Populationen bei 4,65.

Die Auswertung der Subdigitallamellen ergab für Sana'a höhere Werte als für die beiden anderen Populationen, nämlich für die 1. Zehe hinten rechts einen Durchschnittswert von 7,75 (Sada 6,67 und Damt/Dimnah 6,93) bzw. für die 4. Zehe 20,86 (Sada 18,67 und Damt/Dimnah 19,33). Somit hebt sich die Sana'a-Population von den beiden anderen in drei Merkmalen deutlich ab.

Da dies die einzige Population ist, die aus Höhen zwischen 2300—2500 m über NN untersucht wurde, liegt der Schluß nahe, daß Tiere dieser Höhenstufe zu einer Vergrößerung der oben behandelten Merkmale tendieren. Dies weiter zu erhärten, muß jedoch zukünftigen Arbeiten vorbehalten bleiben.

Merkmalsvariation innerhalb des Verbreitungsgebietes — Versuch eines Vergleiches zwischen jemenitischen und afrikanischen Populationen: Loveridge (1947) publizierte in seiner „Revision of the African Lizards of the family Gekkonidae" einige Angaben zu verschiedenen Merkmalen von afrikanischen *Pristurus*-Arten. Eine Gegenüberstellung der ermittelten Maße nord-jemenitischer *Pristurus rupestris* mit den Daten für afrikanische Tiere zeigt Tab. 5. Leider fehlen bei Loveridge einige wichtige Angaben, z. B. über die Anzahl der untersuchten Tiere sowie über deren genaue Herkunft. Somit kann dieser Vergleich nur mögliche Tendenzen aufzeigen. Es zeigt sich, daß bei jemenitischen Tieren die Zahlen der oberen und unteren Labialen im Mittel deutlich unter den von Loveridge angegebenen Werten für afrikanische Tiere liegen. Die anderen Angaben entsprechen sich weitgehend. Sollten weitere Untersuchungen diese Angaben bestätigen, müßte beiden Formen der Status von eigenständigen Unterarten zuerkannt werden.

Tabelle 5: *Pristurus rupestris*: Merkmalsvariation zwischen nordjemenitischen und ostafrikanischen Populationen.

	Jemen	x̄ ± s	Afrika*
Internasalgranulae	3— 6	3,72±0,79	?
Nasalia + Rostrum	2— 4 +R	3,00±0,25	2— 3 +R
Supralabialia	5— 8	6,24±0,70	7— 8
Sublabialia	4— 5	4,77±0,49	5— 6
Lamellae 1. Zehe	7—10	9,18±0,57	?
Lamellae 4. Zehe	17—23	19,70±1,47	18—24
Maximale KRL	31 mm	—	32 mm
Maximale SchL	37 mm	—	53 mm
n	35		?

* nach Loveridge 1947

Vergleich der jemenitischen *Pristurus*-Arten

Die jemenitischen *Pristurus*-Arten lassen sich nach ökologischen Gesichtspunkten klar gliedern. Abb. 2 zeigt ihre Verbreitung in einem Querprofil von der Küste des Roten Meeres bis in die Arabische Wüste Rhub al'Khali.

P. crucifer bewohnt die Küstenregion, seine Verbreitung reicht nur wenige Kilometer ins Landesinnere. Die mit Akazien und anderen Bäumen bewachsenen Gebiete der Tihama und Gebirgstihama werden von *P. flavipunctatus* besiedelt. Auf den Käm-

Tabelle 6: Merkmalsvergleich zwischen nordjemenitischen *Pristurus*-Arten.

	P. crucifer	*P. popovi*	*P. rupestris*	*P. flavipunctatus*
Internasalia	2—6	4—5	3—4	1—3
x̄±s	4,35±1,18	4,23±0,42	3,72±0,79	1,45±0,50
Nasalia + R	1	2—4+R	2—4+ R	2—3+R
x̄±s	1,00±0,00	3,15±0,53	3,00±0,25	2,90±0,30
Supralabialia	5—6	6—8	5—8	6—8
x̄±s	5,18±0,40	6,92±0,73	6,24±0,70	6,90±0,54
Sublabialia	4—6	4—6	4—5	4—6
x̄±s	5,07±0,44	5,15±0,53	4,77±0,49	5,20−0,75
Subdigitallamellae 1. Zehe hinten	10—12	9—11	8—10	8—10
x̄±s	11,03±0,47	9,08±0,41	9,18±0,57	9,40±0,66
Subdigitallamellae 4. Zehe hinten	18—26	20—23	17—23	18—24
x̄±s	22,19±1,45	21,77±0,97	19,70±1,47	21,60±1,56
Halsband	keins	keins	keins	keins
Dorsaltuberkel	0	0	0	0
Postmentalia	—	2—4	nicht abgrenzbar	2—3
x̄±s	—	3,33±0,62		2,80±0,40
n	31	13	34	10

men des Hochgebirges lebt *P. popovi*; an diese Region schließt sich das Verbreitungsareal von *P. rupestris* an.

Während *P. flavipunctatus* arboreal lebt, ist *P. crucifer* auf den küstennahen Sandböden adaptiert. Die beiden anderen Arten bevorzugen felsiges Gelände.

Auch an Hand der Beschuppung lassen sich die einzelnen Arten gut unterscheiden (s. Tab. 6). Im Gegensatz zu den anderen *Pristurus*-Arten besitzt *P. flavipunctatus* nur eine internasale Schuppe. Bei *P. crucifer* wird nur ein Nasalschild pro Nasenloch ausgebildet, bei den anderen Arten immer mehrere, zusätzlich steht das Rostrum in direktem Kontakt zur Nasenöffnung. *P. popovi* und *P. rupestris* sind in allen untersuchten

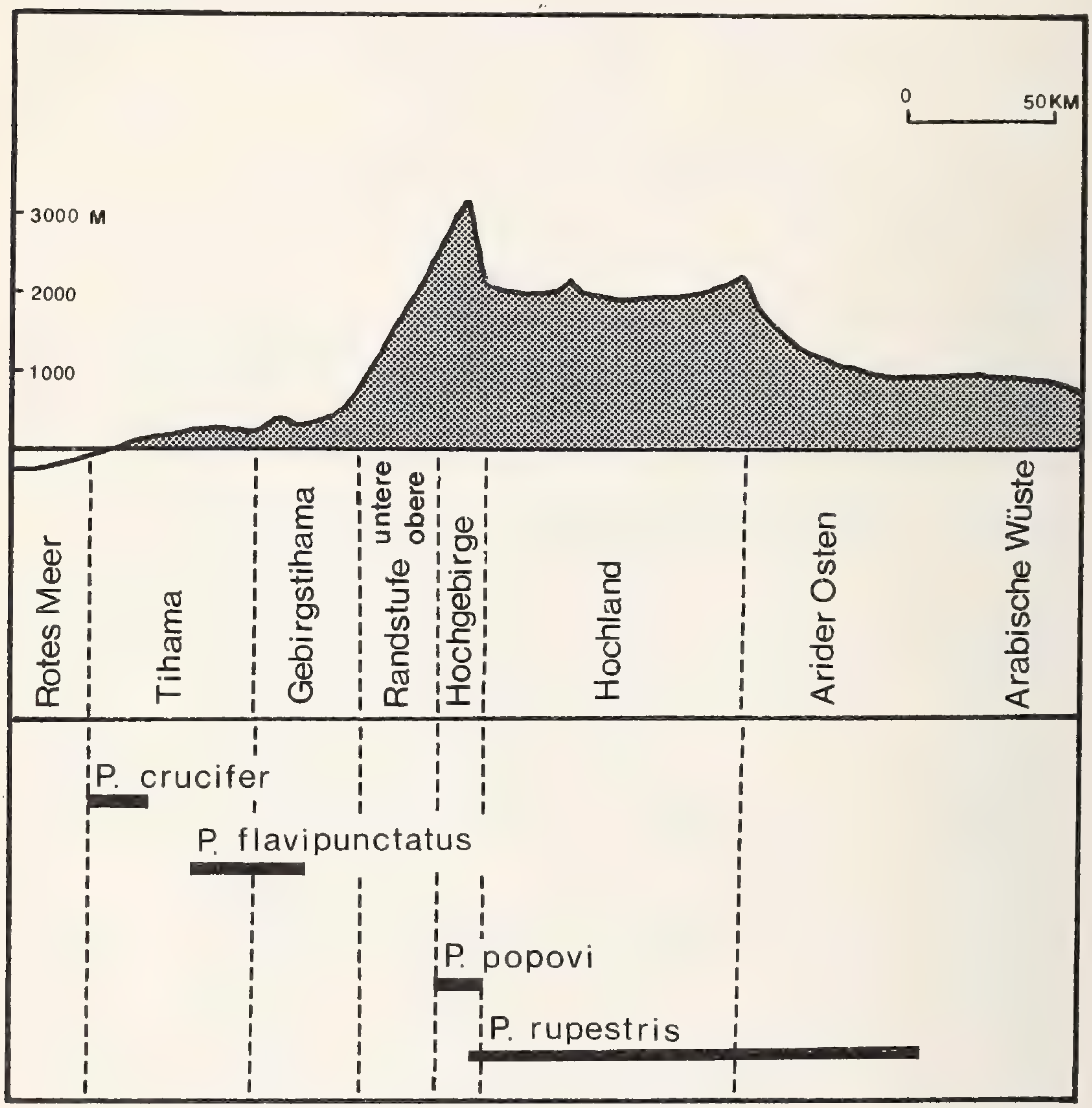

0
50 KM
3000 M
2000
1000
Rotes Meer
Tihama
Gebirgstihama
untere
obere
Randstufe
Hochgebirge
Hochland
Arider Osten
Arabische Wüste
P. crucifer
P. flavipunctatus
P. popovi
P. rupestris

Abb. 2: Verbreitung der nord-jemenitischen *Pristurus*-Arten nach höhenzonalen Gesichtspunkten auf einem Querprofil zwischen 15° und 16° nördl. Breite (verändert nach Deil und Müller-Hohenstein).

Merkmalen recht ähnlich. *P. popovi* ist aber an seinem deutlich größeren Schwanzkamm gut zu erkennen.

Zusammenfassung

Während einer herpetologischen Forschungsreise in die Arabische Republik Jemen konnten *Pristurus crucifer, Pristurus flavipunctatus, Pristurus popovi* und *Pristurus rupestris* beobachtet und gesammelt werden. Neben einer kurzen Beschreibung der einzelnen Arten, ihrer Verbreitung und der Mitteilung einiger Beobachtungen zu ihrer Ökologie werden an Hand ausgewählter Merkmale die Variabilität dieser *Pristurus* Species diskutiert. Ein abschließendes Kapitel gibt einen kurzen vergleichenden Überblick der vier behandelten Arten.

Schriften

Arnold, E. N. (1980): The reptiles and amphibians of Dhofar, southern Arabia. — J. Oman Stud. Spec. Rep. 2: 273—332.

— (1982): Reptiles of Saudi Arabia: A new semaphore Gecko (*Pristurus*: Gekkonidae) and a new dwarf snake (*Eirenis*: Colubridae) from southwestern Arabia. — Fauna of Saudi Arabia 4: 468—477.

Blandford, W. T. (1874): Description of new lizards from Persia and Baluchistan. — Ann. Mag. nat. Hist. 4 (13): 453—455.

Deil, V. & K. Müller-Hohenstein (1983): Zur Pflanzenwelt des Jemen — am Beispiel sukkulenter Euphorbien. — Jemen Report — Mitt. der Deutsch-Jemenit. Ges. 14 (2): 12—16.

Dequin, H. (1976): Arabische Republik Jemen. — Riyadh.

Fritz, J. P. (1985): Beitrag zur Kenntnis der Reptilienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit Univ. Hohenheim, unveröffentlicht.

Haas, G. & J. C. Battersby (1959): Amphibians and reptiles from Arabia. — Copeia 196—202.

Länderbericht (1985): Jemen, Arabische Republik. — Hrsg. Statistisches Bundesamt Wiesbaden.

Loveridge, A. (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. 98: 1—469.

Marx, H. (1968): Checklist of the reptiles and amphibians of Egypt. — Special Publ. U. S. Naval Med. Res. 3: 1—91.

Parker, H. W. (1942): The lizards of British Somaliland. — Bull. Mus. Comp. Zool. 91: 1—101.

Rüppell, W. E. S. (1835): Neue Wirbelthiere zu der Fauna von Abessinien gehörig. — Frankfurt am Main.

Schütte, F. (1986): Zur Kenntnis der Amphibienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit Univ. Hohenheim, unveröffentlicht.

Scortecci, G. (1935): Rettili dello Yemen — Atti della Societa Ital. di Scienze Naturali e del Museo Guico di Storia Naturale, Milano 71: 39—49.

Tornier, G. (1905): Eidechsen-Ausbeute einer Forschungsreise von Oskar Neumann und Carlo von Erlanger in Nordost-Afrika. — Zool. Jb. (Syst. Geog. Tiere) 22: 365—388.

Valenciennes, A. (1961): Note sur les animaux d' Abessinie rapportes par M. Courbon. — Comp. Rend. Acad. Sci. Paris 52: 433—434.

Werner, Y. L. (1971): Lizards and snakes from Transjordan, recently acquired by the British Museum (Natural History). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 21: 123—256.

J.-Peter Fritz, Walbrunnenstr. 6, 7000 Stuttgart 70, und Felix Schütte, Lannesdorfer Str. 16, 5300 Bonn 2.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 59—64	Bonn, März 1987

Anthiciden aus Namibia II (Coleoptera; Anthicidae) *

Gerhard Uhmann

Abstract. A report is given on 24 species of Anthicidae from Namibia. Two new species are described: *Notoxus longitarsus* sp. n. and *Notoxus macrophthalmus* sp. n.

Key words. Coleoptera, Anthicidae, new species, Namibia.

Dieser Bericht behandelt neues Anthiciden-Material, das von Dr. Hubert Roer in Namibia gesammelt worden ist. Gegenüber dem ersten Teil dieser Bearbeitung (Uhmann 1985) wird das Artenspektrum wesentlich erweitert, und zwei bisher unbekannte Arten werden beschrieben.

Das Belegmaterial befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn. Einige Käfer wurden mir von Herrn Roer überlassen, wofür ich mich bedanke. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. J.C. van Hille, Grahamstown, für die Zusendung eines noch unveröffentlichten Manuskriptes.

Artenliste

Notoxus sp. n.
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985. — Diese neue Art wird van Hille (im Druck) benennen.

Notoxus guttulatus Buck, 1958
10 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Notoxus longitarsus sp. n. (Abb. 1—5)
2 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985; Holotypus (Museum A. Koenig) und Paratypus (Coll. Uhmann). — Der Name dieser Art soll auf die auffallend langen Tarsen hinweisen.

Maße (in mm): Länge 3.4, größte Breite 0.9. Kopf 0.7 lang, über die Augen gemessen 0.6 breit. Halsschild einschließlich Horn 1.0 lang, 0.6 breit. Horn 0.43 lang, 0.3 breit. Flügeldecken 1.9 lang, gemeinsam 0.9 breit. Färbung: Rotbraun. Flügeldecken braun mit dunkelbrauner Zeichnung. Sonst nur die Augen dunkel. Kiefertaster hellbraun. Kopf: Glänzend. Kräftig gerunzelt, Stirn flach vertieft. Behaarung hell, lang, nach vorn und nach außen gerichtet. Augen ziemlich grob facettiert. Halsschild: Glänzend. Mittelkräftig punktiert. Nach hinten zu, besonders in der Mitte, kräftiger. Hier sind die Zwischenräume nicht viel größer als die Punkte und kräftig chagriniert. Vorn sind die Zwischenräume etwa 4mal so groß wie die Punkte und nur sehr fein punktuliert. Behaarung lang, gelb, anliegend. In der Mitte nach hinten gerichtet, sonst quer nach innen gerichtet. Basalfurche kräftig vertieft. Seitlich dicht mit langen weißen Haaren ausgefüllt. Horn in der vorderen Häfte nicht gezähnt, der Rand nur gewellt.

---

* 20. Beitrag zur Kenntnis der Anthicidae.

An der Basis mit je einem schwachen Zahn, davor jederseits mit 2 kräftigen Zähnen. Der Hornkamm ist aus scharfkantigen, länglichen Höckern gebildet, nach vorn fällt er flach ab. Zwischen Hornkamm und Seitenrand sehr uneben, mit rundlichen Höckern

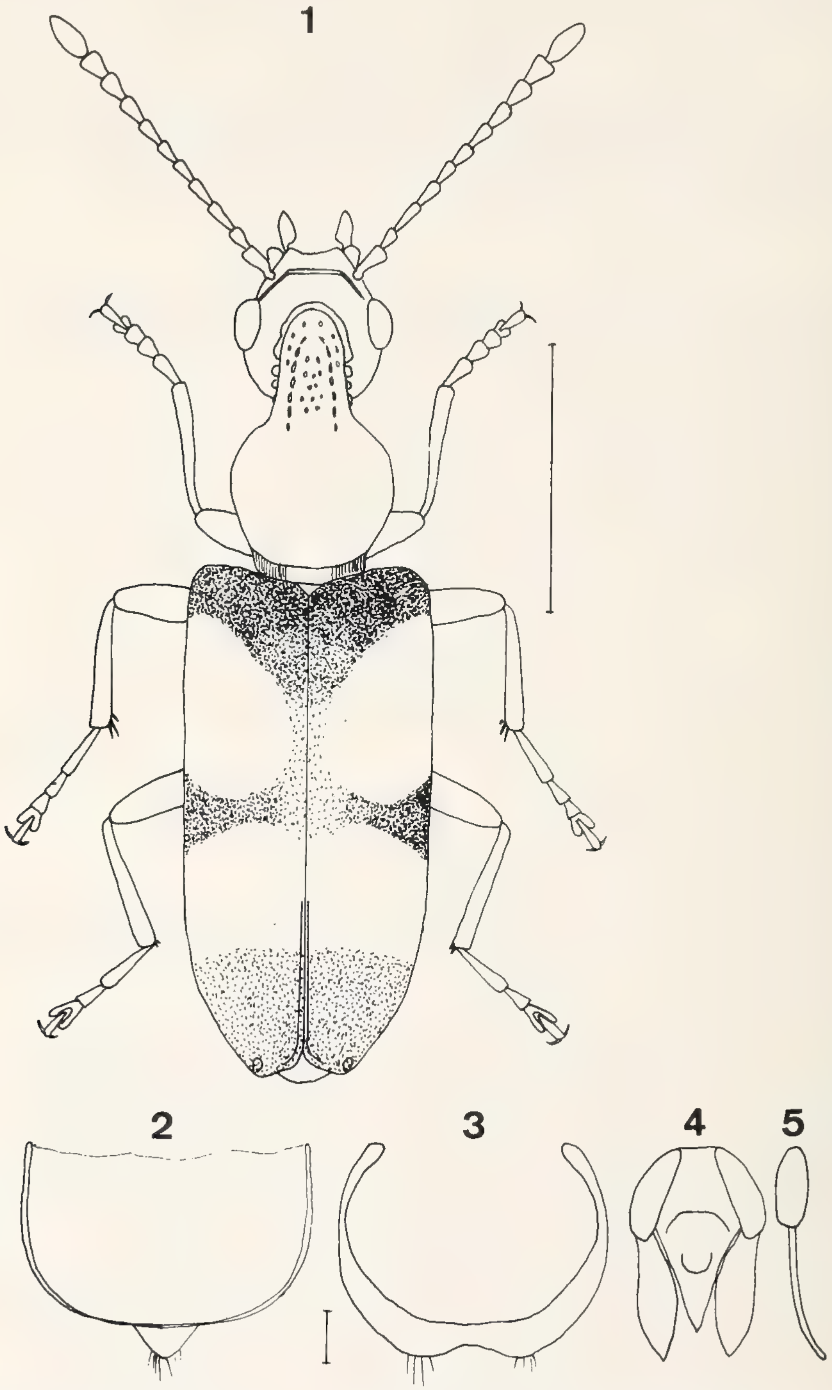


Abb. 1—5: *Notoxus longitarsus* sp. n., ♂, Habitus (1), Letztes sichtbares Sternit (2), Ausstülpbares Sternit (3), Aedeagus dorsal (4) und lateral (5). Maßstab für Habitus 1 mm, für Details 0.1 mm.

und Runzeln. Innerhalb des Hornkammes mit zahlreichen kräftigen, runden Höckern. Flügeldecken: Glänzend. Kräftig, nach hinten zu ziemlich fein punktiert. Zwischenräume vorn ca. 2mal so groß wie die Punkte, chagriniert, hinten ca. 8 bis 12mal so groß wie die Punkte, glatt. Behaarung kräftig, lang, gelb, nach hinten gerichtet, nicht ganz anliegend. Wenige Borsten, die kaum länger sind als die Grundbehaarung, stehen unter ca. 45 ° ab. Nahtstreifen im letzten Drittel sehr kräftig. Quereindruck hinter der Basis sehr schwach. Grübchen in den Spitzen (♂) rundlich, scharfrandig. Beine. Fein behaart. Die Tarsen der Mittel- und Hinterbeine sind auffallend lang. Vorletztes Sternit: Tief ausgerandet. Hautflügel: Voll entwickelt. Weibchen: Noch unbekannt.

Durch die Form der Sternite mit *Notoxus ater* Pic, 1914 verwandt, aber Färbung, Aedeagus usw. völlig anders.

Notoxus macrophthalmus sp. n. (Abb. 6—7)

1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985: Holotypus (Museum A. Koenig). — Der Name dieser Art ist durch die großen Augen begründet.

Maße (in mm): Länge 2.5, größte Breite 0.8, Kopf 0.6 lang, über die Augen gemessen 0.5 breit. Halsschild einschließlich Horn 0.75 lang, 0.6 breit. Horn 0.3 lang, 0.25 breit.

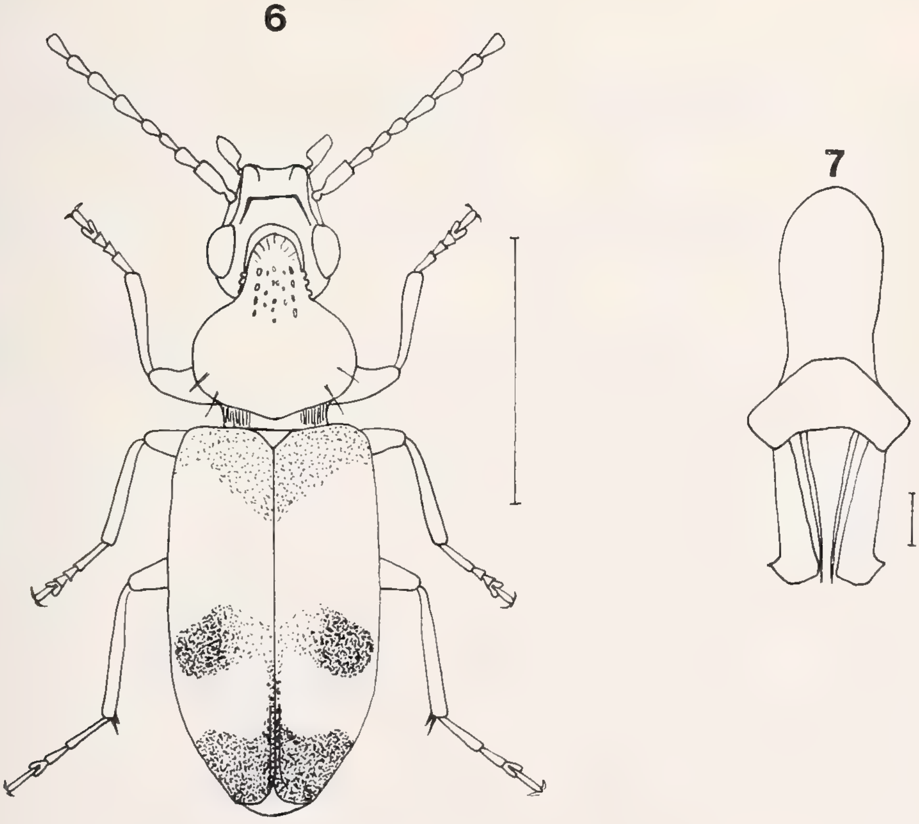


Abb. 6—7: *Notoxus macrophthalmus* sp. n., ♂, Habitus (6; die letzten drei Fühlerglieder fehlen) und Aedeagus (7). Maßstab für Habitus 1 mm, für Aedeagus 0.1 mm.

Flügeldecken 1.45 lang, 0.8 gemeinsam breit. Färbung: Hellbraun, Flügeldecken gelbbraun. Augen schwarz, Flügeldeckenzeichnung braun. Kopf: Glänzend. Vorn glatt. Zwischen den Augen vertieft und runzelig. Augen auffallend groß. Behaarung rotbraun, mittelkräftig, nach vorn gerichtet. Halsschild: Glänzend. Kräftig, nach hinten zu flacher punktiert. Zwischenräume vorn etwa so groß wie die Punkte, hinten etwa 3mal so groß wie die Punkte, punktuliert. Behaarung mittelkräftig, rotgelb. In der Mitte nach hinten gerichtet, sonst nach innen weisend. Basalfurche sehr deutlich, in der Mitte nicht unterbrochen. Seitlich mit gelben Haaren besetzt. Horn bis hinter die Mitte ungezähnt, scharfkantig, leicht gewellt, dahinter mit 2 Zähnchen. Hornkamm wenig deutlich, jederseits aus 4 länglichen Höckerchen, vorn sanft abfallend. In der Mitte grob gekörnt. Zwischen Hornkamm und Seitenrand gerunzelt. Flügeldecken: Glänzend. Hinter der Basis deutlich schräg vertieft. Kräftig punktiert, nach hinten zu fein. Zwischenräume vorn etwa 2—4mal so groß wie die Punkte, hinten etwa 6—8mal so groß wie die Punkte, fein chagriniert. Behaarung gelb, kräftig und lang, nach hinten gerichtet, ohne lange Borsten. Nahtstreifen undeutlich. Grübchen in den Spitzen (♂) sehr klein, undeutlich. Beine: Sehr fein und unauffällig behaart. Hautflügel: Voll ausgebildet. Weibchen: Noch unbekannt.

Durch den Grundaufbau des Aedeagus mit *Notoxus longisulcus* van Hille (1972) verwandt, ebenso mit *Notoxus pretiosus* van Hille (1975) und *Notoxus rufiventris* van Hille (1975). Von all diesen aber deutlich unterschieden durch andere Färbung und andere Aedeagusform.

Notoxus roeri Uhmann, 1985
1 Ex., Grootfontein, Farm Mariabronn, 28. 1. 1975. — 1 Ex., Raum Kombat bei Grootfontein, 14.—22. 1. 1982. — 6 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Notoxus tibialis Uhmann, 1985
3 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985
Zu dieser Art ist zu bemerken, daß es darunter Tiere gibt, bei denen die dunkle Zeichnung verschwunden ist.

Formicomus caeruleus Thunberg, 1789
7 Ex., Namib-St., 25. 12. 1969. — 1 Ex., Gobabeb, 23.3 S — 15.0 E, 408 m, 14. 3. 1969. — 1 Ex., wie vor, 12. 7. 1972. — 3 Ex., Gobabeb / Kuiseb, 23.3 S — 15.0 E, 406 m, Januar 1979.

Formicomus sulcicollis Pic, 1907
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Pseudoleptaleus unifasciatus (Desbrochers, 1875)
7 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Cyclodinus tuberculatus (Pic, 1904)
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Omonadus floralis (Linné, 1758)
1 Ex., Okahandja, 1240 m, 8.—12. 3. 1979. — 1 Ex., wie vor, 14. 3. 1979. — 1 Ex., Kamanjab, 4.—12. 2. 1979. — 1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Omonadus robustithorax (Pic, 1913)
1 Ex., Okahandja, 1240 m, 14. 3. 1979. — 1 Ex., Döbra bei Windhoek, 12. 1. 1985. — 1 Ex., Osona, Bkahandja, Swakoprivier, 18.—21. 3. 1985.

Cordicomus lineaticeps (Pic, 1909)
19 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985. — 1 Ex., Osona / Okahandja, Swakoprivier, 18.—21. 3. 1985.

Stricticomus basiniger (Heberdey, 1933)
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Stricticomus gracilicollis (Heberdey, 1933)
1 Ex., Nyangana, Raum Grootfontein, 23.—31. 1. 1982. — 2 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Stricticomus subapicalis (Pic, 1803)
7 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Hirticomus biplagiatus (Laferté, 1848)
8 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985. — 1 Ex., Okahandja, 1240 m, 8.—12. 3. 1979. — 1 Ex., Kamanjab, 4.—12. 2. 1979. — 1 Ex., Runtu / Okavango, 29. 1. 1982.

Anthicus crinitus Laferté, 1848
1 Ex., Gobabeb, 23.3 S — 15.0 E, 408 m, 9. 1. 1972 — 2 Ex., Iondoro / Okavango, 14.—19. 1. 1975. — 1 Ex., wie vor, 20.—23. 1. 1975. — 1 Ex., Grootfontein, Farm Mariabronn, 28. 1. 1975. — 1 Ex., Windhoek, 7. 2. 1975, Lichtfang. — 15 Ex., Okahandja, 1240 m, 8.—13. 1. 1982. — 11 Ex., wie vor, 14. 3. 1979. — 10 Ex., 8.—12. 3. 1979, wie vor. — 6 Ex., wie vor, 31. 1.—3. 2. 1979. — 1 Ex., Gobabeb / Kuiseb, 23.3 S — 15.0 E, 406 m, 20. 2.—6. 3. 1979. — 1 Ex., Raum Kombat bei Grootfontein, 14.—22. 1. 1982. — 2 Ex., Runtu / Okavango, 29. 1. 1982. — 4 Ex., Kamanjab, 4.—12. 2. 1979. — 5 Ex., Döbra bei Windhoek, 12. 1. 1985. — 19 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985. — 3 Ex., Osona / Okahandja, Swakoprivier, 18.—21. 3. 1985.

Anthicus instygius Pic, 1901
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Anthicus trapezithorax Pic, 1899
1 Ex., Nyangana, Raum Grootfontein, 23.—31. 1. 1982. — 2 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Anthicus vassei Pic, 1917
Kamanjab, 4.—12. 2. 1979.

Sapintus creberrimus (Laferté, 1848)
1 Ex., Tondoro / Okavango, 14. 1. 1985. — 1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985. — 1 Ex., Runtu / Okavango, 29. 1. 1982.

Endomia elongata (Pic, 1895)
1 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Endomia tenuicollis (Rossi, 1790)
8 Ex., Nyangana / Okavango, 14.—22. 1. 1985.

Schriften

Bonadona, P. (1960): Les *Endomia* Castelnau d'Afrique et de Madagascar. — Rev. Zool. Bot. Afr. 62: 293—328.
— (1958): Faune des Madagascar, 6, Insectes Coléoptères Anthicidae. — Tananarive, Tsimbazaza, p. 1—153.
Buck, F.D. (1958): *Notoxus, Anthicus* and *Tomoderes*. — Exploration du Parc National de l'Upemba, Fasc. 49(2): 5—21.
— (1965): Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en afrique orientale. — Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., in-8°, Zool. 138: 261—290.
Herberdey, R.F. (1933): Revision der mit *Anthicus ophthalmicus* Rottenb. verwandten Arten aus Afrika. — Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 12: 128—141.
Hille, J.C. van (1950): Note on *Formicomus caeruleus* Thunb. with description of two new African species. — Journ. Ent. Soc. Southern Africa 13: 68—72.
— (1961): Coleoptera, Anthicidae. — S. Afr. anim. Life, Chapter III: 217—258.
— (1971): Anthicidae from Northern Zululand. — Trans. Roy. Soc. S. Afr. 39: 367—391.
— (1972): New African species of *Notoxus*. — Ent. Arb. Mus. Georg Frey 23: 270—285.
— (1975): Ten African species of *Notoxus*. — Koleopt. Rdsch. 52: 3—13.
— (1984): New South African species of *Anthicus* and *Notoxus*. — Durban Mus. Novit. 13(13): 155—168.

Laferté-Sénectère, M.F. de (1848): Monographie des *Anthicus* et genres voisins. Coléoptères, Hétéromères de la tribu Trachélides. — Paris, Sapia, 340 pp.

Marseul, S. de (1879): Monografie des Anthicides de l'Ancien Monde. — Abeille, Paris 17: 1—268.

Pic, M. (1895): Description d'un *Hylophilus* et de plusiers Anthicides d'Afrique. — Miscellanea ent. 3: 41—44.

— (1901): Diagnose de diverse Coléoptères exotiques ou descriptions abrégées. — Echange 17: 95.

— (1904): Coléoptères Africaines nouveaux. — Echange 20: 11—12.

— (1907): Über neue und wenig bekannte Käfer aus Asien, Amerika und Deutsch-Ostafrika. — Stettin ent. Ztg. 68: 337—342.

— (1909): Diagnose d'un Coléoptère Anthicides exotiques. — Bull. Mus. Paris 15: 250—253.

— (1913): Anthicides exotiques nouveaux. — Bull. Soc. ent. Fr. 1913: 117—118.

— (1917): Nouveaux Coléoptères exotiques. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 23: 258—263 (Anthicidae: 260—263).

Uhmann, G. (1980): Anthiciden aus Africa. — Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. 72: 223—232.

— (1981): Anthiciden aus Afrika. — Ann. Hist. Nat. Mus. Hung. 73: 187—196.

— (1984): Die Anthiciden der Sammlung der Universität Pretoria. — Entomofauna 5: 235—241.

— (1985): Anthiciden aus Namibia. — Bonn. zool. Beitr. 36: 177—183.

Gerhard Uhmann, Tannenhofstr. 10, D 8487 Pressath.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 1	S. 65—70	Bonn, März 1987

Buchbesprechungen

Biologische Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Im Auftrag der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg herausgegeben von der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität und der Fakultät für Naturwissenschaften der Mongolischen Staatsuniversität Ulan-Bator. Bd. 1 (1981), 2 (1983), 3 (1983), 4 (1984). Halle (Saale).

In dieser neuen Schriftenreihe werden seit 1981 Ergebnisse zoologischer und botanischer Untersuchungen auf dem Gebiet der Mongolischen Volksrepublik veröffentlicht. Anlaß war ein 1967 geschlossener Freundschaftsvertrag zwischen den Universitäten Ulan-Bator und Halle-Wittenberg, als dessen Folge zahlreiche Expeditionen ostdeutscher Wissenschaftler in die Mongolei unternommen wurden. In den bisher erschienenen vier Bänden von insgesamt 468 Seiten nehmen daher Projektbeschreibungen und detaillierte Reiseberichte einen breiten Raum ein. Darin enthalten sind viele interessante Mitteilungen über Landschaften, Klima, Vegetation, Arbeitsmethoden unter klimatisch extremen Bedingungen und anderes mehr. Historische Abrisse bisheriger Forschungsleistungen in Zentralasien enthalten für Westeuropäer schwer zugängliche Quellen und Abbildungen sowjetischer und mongolischer Forscher, so z. B. bisher wohl nicht veröffentlichte Fotos des sowjetischen Forscherehepaares E. V. Kozlova und P. K. Kozlov. Ein Schwerpunkt der neueren Forschungen war ein Projekt zur Umsiedlung und Eingewöhnung einer kleinen, bedrohten Population des Zentralasiatischen Bibers; die damit verbundenen Arbeiten sind ausführlich dokumentiert und ergeben viel Wissenswertes über die Biologie und Ökologie dieser kaum erforschten Unterart. Wichtig ist auch eine Liste der bisher aus der Mongolei bekannten Siphonaptera und ihrer Wirte. Es würde zu weit führen, alle Aufsätze hier anzuführen. Klar erkennbar ist nach den bisher erschienenen vier Bänden jedoch, daß diese Schriftenreihe sich zu einem wichtigen Organ für die Zoologie und Botanik der Mongolei entwickeln wird. Der fünfte Band soll in Kürze vorliegen. Zu beziehen ist die Schriftenreihe bei der Abteilung Wissenschaftspublizistik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, August-Bebel-Straße 13, DDR-4020 Halle.

R. Hutterer

Rülcker, J. & F. Stalfelt (1986): *Das Elchwild — Naturgeschichte, Ökologie, Hege und Jagd des europäischen Elches.* 285 S., 188 Abb., 35 Tab. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Das vorliegende Buch schließt sich zwanglos der Reihe ähnlicher Monographien aus dem Verlag Paul Parey an, die beispielsweise dem Rehwild, Damwild oder Rotwild gewidmet sind. In seinem ersten Teil mit 89 Seiten Umfang befaßt es sich mit der Naturgeschichte und Ökologie des Elches, also der Biologie dieser Art, in den übrigen ungefähr 200 Seiten mit ihrer Hege und Jagd. Damit ist deutlich, an welchen Leserkreis sich dieses Buch primär wendet.

Aufmachung und Ausstattung des Buches entsprechen denen der genannten Monographien aus dem gleichen Hause und genügen auch hohen Ansprüchen. Es ist reichhaltig, teilweise auch farbig, illustriert.

Als säugetierkundlich arbeitendem Zoologen fehlt dem Rezensenten die Kompetenz für eine sachkundige Beurteilung der Kapitel, die der Hege und der Jagd gewidmet sind, die kritische Bewertung der Ausführungen zur Biologie des Elches steht ihm jedoch zu.

Diese Darstellung ist in vielen Fällen stilistisch schwerfällig und oft leider auch sachlich unrichtig. Dies sei in einigen Beispielen belegt. Als einleitender Text unter der Überschrift ‚Hormonsteuerung der Geweihbildung' (S. 37) finden sich folgende Sätze: „Verantwortlich für den Jahreszyklus der Geweihentwicklung ist das Licht, richtiger die Veränderung der Tageslänge und damit die Lichtintensität. Dies zeigten Experimente. Durch das Auge wird die Hypophyse, ein Zentrum der Hormonproduktion, beeinflußt." Sollte diese Formulierung in dem Bemühen zustandegekommen sein, die physiologischen Zusammenhänge möglichst kurz und prägnant darzustellen, so ist dies eindeutig mißlungen.

Stammesgeschichtliche Sachverhalte sind in einer Weise geschildert, bei der man nicht weiß, ob ein grundsätzliches Mißverständnis vorlag oder die unglückliche Formulierung nur diesen Eindruck aufkommen läßt. So z. B. auf S. 44 (unten), wo die Autoren im Zusammenhang der Diskussion der stammesgeschichtlichen Anpassung des Elches an seinen Lebensraum folgende Feststellung treffen: „Die erfolgte Evolution ist natürlich eine andauernde Anpassung an den aktuellen Biotopzustand und andere Voraussetzungen." Ändern sich wesentliche Gegebenheiten im Lebensraum der Art, so kann es durchaus sein, daß sie aufgrund ihrer bisherigen stammesgeschichtlichen Entwicklung sich an diese Veränderung (vorerst) nicht anpassen kann!

Die grundsätzliche Kritik sei an noch einem Beispiel erläutert. Im Abschnitt über die jahreszeitlichen Wanderungen der Elche (S. 61, unten) formulieren die Autoren „Wandern kann also sehr wohl eine Frage des Erlernens, aber auch ein traditionsgebundenes Phänomen sein." Definitionsgemäß ist ‚Tradition' die Weitergabe erlernter Information, man kann also nur vermuten, was wirklich mit dieser unrichtigen Feststellung ausgedrückt werden sollte. Für eine Neuauflage des Buches erscheint eine stilistische und fachliche Überarbeitung geboten.

G. Peters

Glutz von Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1985): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Passeriformes 1. Teil. — Bd. 10 Teil I Alaudidae — Hirundinidae u. Teil II Motacillidae — Prunellidae.* Insgesamt 1184 Seiten (davon 507 im ersten Halbband), 209 Abb. (davon 75 im ersten Halbband), 3 Farbtafeln (alle im ersten Halbband). AULA-Verlag, Wiesbaden.

Nachdem von 1966 bis 1980 9 Bände über die Non-Passeres erschienen sind, liegt nun mit der Auslieferung des 10. Bandes die Bearbeitung von 8 Familien der Passeriformes vor. Der Band bietet wieder eine Fülle an Informationen. Die Liste der Handbücher, Nachschlagewerke und Field-Guides ist auf den neuesten Stand gebracht — nützlich und anregend auch für ornithologisch interessierte Globetrotter. Es folgt ein Glossar wichtiger Fachausdrücke, vor allem aus dem Bereich der Taxonomie und Evolutionsforschung. Dem schließt sich ein einführendes Kapitel über die Ordnung der Sperlingsvögel (Passeriformes) und deren Unterordnung Singvögel (Passeres oder Oscines) an. Hier sind die vorzüglichen Tafeln über die Dunenkleider von F. Weick besonders bemerkenswert. Auch die Artkapitel werden durch Verbreitungskarten, Abbildungen zur Morphologie und wunderschön lebendige Zeichnungen zum Verhalten (wieder von F. Weick) sowie durch Sonagramme von E. Tretzel ausführlich illustriert. Die Bearbeitung der Arten folgt wieder dem bewährten Konzept: Verbreitung, Geographische Varianten, Feldkennzeichen, Beschreibung, Mauser, Stimme, Verbreitung in Mitteleuropa, Bestand, Bestandsentwicklung, Wanderungen, Biotop, Siedlungsdichte, Fortpflanzung, Bruterfolg, Sterblichkeit, Alter, Verhalten, Nahrung, Literaturverzeichnis. Besonders gut untersuchte Arten haben längere Artkapitel. Aus dem Inhaltsverzeichnis zum gesamten Band 10 wird ersichtlich, wer die einzelnen Kapitel bearbeitet hat. Hier findet man besonders oft den Namen von Jürgen Haffer.

Wer Preis und Umfang des Handbuches kritisiert, sollte bedenken: Um eine ähnliche Fülle von Informationen zur Hand zu haben, wie sie das Handbuch bietet, müßte man sich eine umfangreiche ornithologische Bibliothek zulegen, die gewiß erheblich teurer würde! Ferner müßte man dann die Fakten selbst auswerten und ordnen. Herausgeber und Bearbeiter des Handbuches haben dies in ausgewogener Weise getan, bieten darüber hinaus aber jedem interessierten Leser die Möglichkeit, selbst zu den Quellen vorzustoßen. Die Feldornithologen stellen erfreut fest, wie ihre Beiträge zu Bausteinen in einem eindrucksvollen Bauwerk geworden sind. Jeder kann das in den Kapiteln über seine „Lieblingsarten" verfolgen.

So weckt bei mir das Kapitel über die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) Erinnerungen an unsere erste Wasseramselzählung im Winter 1964/65 im Gebiet der Ahr. Zahlreiche Zählungen und Bestandsschätzungen sind gefolgt, so daß sich eine ansehnliche Karte über die Brutverbreitung in Mitteleuropa ergab. Nachdem Preywisch (1963) und sowjetische Ornithologen als erste Gruppenschlafplätze der Wasseramsel beobachteten, haben viele andere Beobachter ihre Feststellungen bestätigt und erweitert. So mag das Handbuch auch ein wenig „eine Geschichte der Feldornithologie" darstellen.

Manche Vogelbücher regen dazu an, auf Reisen die „Life-list" der beobachteten Arten zu vergrößern. Das Handbuch fordert uns dazu auf, „altbekannte" Arten unter neuen Gesichtspunkten zu sehen, interessante ethologische und ökologische Beobachtungen nachzuvollziehen und dabei unter Umständen neue Entdeckungen zu machen. Damit dies auch unseren Kindern und Enkeln noch möglich ist, sind wir alle aufgerufen, das im „Handbuch" vorliegende Sachwissen für den Schutz der Vögel Mitteleuropas zu verwenden.

H. Kramer

Bezzel, E. (1982): *Vögel der Kulturlandschaft.* 350 Seiten, mit 116 Abbildungen und 62 Tabellen. Eugen Ulmer, Stuttgart.

Die Vielzahl der bis heute erschienenen ökologischen Daten aus ornithologischen Untersuchungen erschwert oftmals die praktische Nutzung dieser Ergebnisse für den Naturschutz und Landschaftsplanung. Es ist daher begrüßenswert, daß der Autor mit der vorliegenden Publikation diese Informationen für die mitteleuropäische Kulturlandschaft zusammengestellt hat, nicht nur, um unseren Kenntnisstand darzulegen, sondern auch, um auf Wissenslücken in der Avifauna Mitteleuropas hinzuweisen. Die einzelnen Kapitel behandeln die Merkmale der Kulturlandschaft, das Vorkommen der Vögel in Raum und Zeit, Parameter der mitteleuropäischen Avifauna, historische Abläufe und Veränderungen seit 1850 bis hin zu kurzfristiger und saisonaler Dynamik, Artenreichtum, Dominanzen und Häufigkeitsverhältnissen an anschaulichen Beispielen. Planungs- und Bewertungskriterien von Vogelbiotopen werden diskutiert.

Ein neunteiliger Anhang bringt in zumeist tabellarischen Übersichten verschiedene avifaunistische und ökologische Daten mitteleuropäischer Vogeltaxa. Der Text stützt sich auf eigene Untersuchungen und auf ein immenses Literaturstudium von über 900 Titeln. Das Buch provoziert zum aktiven Natur- und Umweltschutz und gehört nicht nur in die Hand eines Ornithologen oder Umweltschützers, sondern auch in die Bibliothek unserer politisch Verantwortlichen.

K.-L. Schuchmann

Müller, F. (1986): *Jagd + Hege Ausbildungsbuch IX. Wildbiologische Informationen für den Jäger.* 199 S., zahlr. Abb. und Tab. Jagdbuch-Verlag, Balzers (Fürstentum Liechtenstein).

Der vorliegende Band setzt die bekannte Reihe in vertrauter Aufmachung und gewohnter Qualität fort (s. Besprechungen vorher erschienener Bände: BzB 36: 228, 1985; BzB 37: 72, 1986). Er umfaßt wiederum Monographien von 4 Säuger- und 11 Vogelarten, darunter in unserem Gebiet so seltene und in ihrem Bestand bedrohte Arten wie Luchs, Biber, Wanderfalke und Rohrweihe.

Als verläßliches und anschauliches Nachschlagewerk hat diese Reihe auf entsprechendem Niveau auch für andere Benutzer als Jäger kaum gleichwertige Konkurrenz, es sind jedoch weiterhin leider einige formale Gesichtspunkte, die kritisch anzumerken sind.

Der Autor ist in einer nicht nachvollziehbaren Weise selektiv, soweit er Quellen für die von ihm verwerteten Daten zitiert oder dies unterläßt; dies gilt auch für die wiederum sehr detailliert und anschaulich illustrierten Verhaltensbeschreibungen. Als Säugetierkundler möchte der Rezensent sich hier auf Beispiele aus seinem Fachgebiet beschränken.

An mehreren Stellen sind ganze Formulierungen aus den betreffenden Artbeschreibungen in ‚Niethammer & Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas' ohne entsprechendes Zitat (fast) wörtlich übernommen; zumindest ein genereller Hinweis auf die sehr weitgehende Verwertung der im Handbuch publizierten Angaben erschiene angebracht. Gleiches gilt für andere Daten. So können z. B. die für den Luchs angeführten Sinnesleistungen von Auge und Gehör nur einer Publikation von Lindemann (Z. Tierpsychol. 7, 1950) entnommen sein, ein entsprechender Hinweis fehlt jedoch. Bei solchem Vorgehen ist dann nicht ersichtlich, wieso im Kapitel über dieselbe Art die Quelle für die Daten zur täglichen Aktivitätsverteilung zitiert ist.

Ein Zusatz „und nach eigenem Material" in der Tabelle mit Gewicht und Körpermaßen von Wildschweinen, die aus dem erwähnten Handbuch übernommen wurde, ist unangebracht, da die hier publizierten Maße mit denen im Handbuch identisch sind und der Autor seine zusätzlich vermessene Stichprobe nicht angibt. Nur dann hätte dieser Zusatz einen Sinn.

Solche formalen Einwände sollen jedoch den insgesamt sehr positiven Eindruck, den diese Reihe macht, nicht überdecken.

G. Peters

Baars, W. (1986): *Fruchtfresser und Blütenbesucher.* 216 Seiten, 53 Farbfotos, 2 Zeichnungen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Nach nunmehr 5 Jahren ist der schon lange erwartete zweite Band des selben Autors in der Reihe „Exotische Ziervögel" erschienen, der die große Gruppe der nichtkörnerfressenden Singvögel abschließt. Hierbei kommt wieder dem Autor zugute, daß er auf ein mittlerweile erfülltes Vogelliebhaberleben mit über 50jähriger Erfahrung zurückblicken kann. Leider erscheint dieser zweite Band nicht so gut durchstrukturiert wie der erste, was durch einige Wiederholungen gekennzeichnet ist. Auch vermißt man deutlichere Angaben zur Zucht, oder zumindest zur Züchtbarkeit der einzelnen Arten, was durch die einleitenden Worte nicht ganz zufriedenstellend abgehandelt ist. Insgesamt aber erkennt man den enormen Fleiß, der in diesem Buch steckt, das durch die durchweg überragenden Farbbilder von Th. Kleefisch eine weitere Wertsteigerung erfährt. Nur sollte der Verlag vermeiden, so gute Bilder durch abgeschnittene Körperteile zu entwerten. Dies scheint leider häufiger vorzukommen (auch schon bei Büchern anderer Autoren wie Bielfeld u. a. festgehalten).

H. Claßen

Blätter aus dem Naumann-Museum, Nr. 8, 9, 10. Köthen 1986.

Unter diesem Titel gibt das Naumann-Museum (Schloßplatz 4, DDR-4370 Köthen) in loser Folge Publikationen heraus, deren Inhalt nach eigener Angabe „Quellen, Verzeichnisse, Aufsätze, Mitteilungen zur Naumann-Forschung, Ornithologiegeschichte, Ornithologischen Dokumentation und Illustration" betrifft. Verfasser der drei neuerschienenen Hefte ist L. Baege. Die Nummern 9 und 10 sind Schriftenverzeichnisse über die Familien Naumann und Brehm, Nummer 8 ist ein umfangreicher „Katalog der Naumann-Korrespondenz in den Sammlungen des Naumann-Museums nebst Verzeichnung der in Fremdbesitz nachweisbaren und aller im Schrifttum publizierten Korrespondenz". Trotz des schwerfälligen Titels ist dieses Heft sehr interessant, weil es über 200 Kurzbiographien von Zeitgenossen Johann Friedrich Naumanns enthält, darunter viele berühmte Zoologen des 19. Jahrhunderts. Auch der Abdruck von 108 Portraits aus dieser Zeit macht das Werk für Historiker und alle Interessierten an der Geschichte der Naturwissenschaft im vorigen Jahrhundert zur Fundgrube.

R. Hutterer

Weick, F. (1980): *Die Greifvögel der Welt.* 159 Seiten mit 40 Farbtafeln und zahlreichen Schwarzweißzeichnungen. Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Greifvögel sind eine gut abgegrenzte Vogelgruppe, die allerdings taxonomisch wie auch feldornithologisch zu den schwierigsten zählt. Um so mehr ist es zu begrüßen, daß sich der Autor die Aufgabe gestellt hat, nach Art eines Feldführers, alle Arten farbig abzubilden. Auf 40 Farbtafeln werden Männchen, Weibchen, Jungvögel, sofern sie im Habitus von den Eltern abweichen sowie einige Farbvarianten aller Art und Unterarten vorgestellt. Jeder Tafel ist eine Tabelle zugeordnet, die Namen, wichtige Kennzeichen, Verbreitung und biometrische Angaben umfaßt. Das System folgt den Arbeiten von Brown und Amadon sowie von Grossmann und Hamlet. Dem Bildteil vorangestellt ist ein Bestimmungsschlüssel nach Größe, Gefiederfarbe und -struktur der Vögel. Einige der typischen Arten bzw. Gefiederstrukturen sind in schönen Schwarzweißzeichnungen dargestellt und helfen dem Leser erheblich bei der Orientierung im System. Text und Tabellen sind zweisprachig (deutsch und englisch). Leider ist der Text der Tabellen so winzig, daß die Lesbarkeit beeinträchtigt ist. Die Bilddarstellungen auf den Farbtafeln sind meist gut bis hervorragend, gelegentlich wird die Liebe zum Detail in der Konturierung der Federn etwas übertrieben, wodurch manchmal starke Scheckenmuster entstehen, die erst beim zweiten Hinsehen das exakte Erkennen der Art oder Unterart erlauben. Insgesamt ist das Buch eine wertvolle Bereicherung für jede ornithologische Bibliothek.

K.-L. Schuchmann

Svensson, L. (1984): *Identification Guide to European Passerines.* Stockholm, Selbstverlag (außerhalb Skandinaviens zu beziehen bei: British Trust for Ornithology, Beech Grove, Tring, Herts HP23 5NR, England) 3. Auflage.

Mit der 3. Auflage legt der Autor eine erneut verbesserte Fassung des bewährten Bestimmungsbuches vor. 29 Arten und etwa 20 Unterarten wurden neu aufgenommen, so daß neben allen regelmäßig in Europa auftretenden Singvogelarten auch zahlreiche Irrgäste aufgeführt sind, die häufiger in Europa nachgewiesen wurden bzw. leicht mit hiesigen Arten verwechselt werden können. Gegenüber der 2. Auflage wurde der Textumfang um mehr als ein Drittel erweitert; dennoch ist es die praktische, komprimierte Bestimmungshilfe geblieben.

Das Buch wendet sich an den Ornithologen, der den Vogel in der Hand bestimmen will; Grundkenntnisse werden vorausgesetzt. Seine größte Wertschätzung erfährt der Bestimmungsführer bei Beringern und Freilandornithologen sowie bei Arbeiten an wissenschaftlichem Sammelmaterial.

Breiter Raum wird den Anleitungen zum Gebrauch des Buches sowie der Erläuterungen von Methoden zur Alters- und Geschlechtsbestimmung gewidmet. Diese Abschnitte sind trotz ihres knappen Textes erfreulich informativ. Die Anleitungen geben detaillierte Meßtechniken, deren Fehlermöglichkeiten und eine Definition derjenigen Begriffe an, die im systematischen Teil ständig verwendet werden. Als Methoden werden allgemeine Hinweise zu Altersentwicklung und Mauserzyklen gegeben sowie die Altersbestimmung nach dem Verknöcherungsgrad des Schädels und die Geschlechtsbestimmung, zumindest für die Zeit der Gonadenaktivität, erläutert.

Im systematischen Teil führt der Autor 207 Arten auf, 50 Unterarten werden hervorgehoben. Jede Art wird steckbriefartig knapp und präzise, mit Hinweisen zu genauer Artbestimmung, Mauserrhythmik, evtl. Unterschieden zwischen Brut- und Ruhekleid sowie zur Alters- und Geschlechtsbestimmung vorgestellt. Erfreulich ist der Hinweis auf die Herkunft der angegebenen Daten und auf weiterführende Literatur, wo immer solche vorliegt.

Den Abschluß bildet ein Literaturverzeichnis, das der Zugänglichkeit zuliebe in vier Abschnitte (Übersichtsarbeiten und Handbücher; Taxonomie, Morphologie und Variation von Merkmalen; Mauser, Methoden zur Alters- und Geschlechtsbestimmung und allgemeine, ornithologisch anwendbare Methoden wie Biometrie, Beringung, usw.) unterteilt wurde.

Mit diesem Werk hat Svensson ein Buch vorgelegt, das den Anforderungen der Praxis in jeder Weise gerecht wird. Wünschenswert wäre lediglich eine deutsche Ausgabe, die seine Verbreitung bei uns noch stärker fördern könnte.

C. Hinkelmann

Müller, H. J. (Hrsg.) (1985): *Bestimmung wirbelloser Tiere im Gelände. Bildtafeln für zoologische Bestimmungsübungen und Exkursionen.* 280 Seiten, 2 Abbildungen im Text, 147 Bildtafeln (S. 14—261). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Dieses Buch, ein Gemeinschaftswerk von neun Zoologen der Universität Jena und des Naturkundemuseums Görlitz, ist aus Erfahrungen im Unterrichtsbetrieb mit Studenten hervorgegangen und soll dem Anfänger die Bestimmung der häufigsten wirbellosen Land- und Süßwassertiere der mitteleuropäischen Fauna erleichtern, soweit dies unter Freilandbedingungen und mit einer einfachen Lupe möglich ist. Naturgemäß nehmen in einem Bestimmungsbuch für Wirbellose die Insekten den breitesten Raum ein, ihnen sind 127 der 147 Bildtafeln vorbehalten. Außerdem werden Myriapoden, Crustaceen, Cheliceraten, Mollusken, Oligochaeten, Hirudineen und Turbellarien behandelt.

Die Bestimmungsmethode ist im Grundsätzlichen die gleiche wie mit einem dichotomen Bestimmungsschlüssel, indem der Benutzer jeweils unter gegensätzlichen Merkmalen das zutreffende auswählen muß und durch jede Entscheidung auf ein weiteres Merkmalspaar verwiesen wird, bis er am Ende auf den Namen einer Familie, Gattung oder Art stößt. Der Unterschied liegt in der Form der Darstellung: während ein herkömmlicher Schlüssel überwiegend aus Text besteht, in dem die Merkmale numeriert und hintereinander gereiht beschrieben sind, besteht der Hauptteil des vorliegenden Buches aus „Bildtafeln", in denen jedes Merkmal durch eine Zeichnung mit wenigen begleitenden Worten wiedergegeben ist und die Merkmalspaare übersichtlich angeordnet und miteinander verbunden sind, in einer Weise, die oberflächlich an einen Stammbaum erinnert. Diese Darstellungsform erleichtert es dem Benutzer ohne Vorkenntnisse, die Bestimmungsmerkmale zu verstehen, und die übersichtliche Anordnung ist einprägsam und wirkt zugleich der Gefahr entgegen, durch ein Versehen auf einen falschen Weg zu geraten, ein Vorzug, der bei der Arbeit im Gelände sicher ins Gewicht fällt.

Das Buch kann und will nicht die bisher an Hochschulen gebräuchlichen Bestimmungsbücher wie Brohmer und Stresemann und noch viel weniger die auf Vollständigkeit abzielende Spezialliteratur ersetzen, es ist als Vorstufe dazu gedacht und sicher geeignet, dem Anfänger den Einstieg zu erleichtern. Damit bietet es eine interessante Alternative zum älteren Bestimmungsbuch von Döderlein, das den gleichen Zweck verfolgt. Sein Nutzen wird auch dadurch kaum geschmälert, daß manche formenreiche Gruppe sich weniger gut für die gewählte Darstellungsweise eignet — als Beispiel mögen die Dipteren mit etwa 75 berücksichtigten Familien dienen, die trotz der gut durchdachten und sorgfältigen Bearbeitung nicht immer leicht zu bestimmen sein dürften —, zumal es auch in schwierigeren Fällen sicher den Zugang zum Verständnis erleichtern kann.

Wie bei einem Buch, das neue Wege geht, in der ersten Auflage nicht anders zu erwarten, ließe sich im einzelnen noch manches verbessern und sind auch einige Fehler zu berichtigen. Beispielsweise könnten die Braconiden, die am Geäder leicht von anderen Schlupfwespen zu unterscheiden sind, auf S. 119 berücksichtigt werden (zumal dort ein Braconidenflügel abgebildet ist, ohne Angabe der Familie); die Conopiden-Tabelle (S. 252) wäre noch nützlicher, wenn sie auch die an anderer Stelle behandelten Gattungen mit endständigem Fühlergriffel einschließen würde, statt sich auf die Formen mit dorsaler Arista zu beschränken; das Register, das nur Gattungs- und Artnamen enthält, sollte um die Namen der Familien erweitert werden; der Pfeil unterhalb der Mitte von Tafel 77 (Käfer-Übersicht III, S. 139, „ohne deutlich abgesetzte Keule") muß auf Tafel 79, Coleoptera V, (nicht 78, Coleoptera IV) verweisen; in der Systemübersicht der holometabolen Insekten (S. 211) sind die Strepsipteren versehentlich unter die Antliophoren, Mecopteroidea, geraten, die Pupiparen werden wie eine Unterordnung gleichwertig neben Nematoceren und Brachyceren gestellt, und der Ordnungsname Hymenoptera (unter Hymenopteroidea) wird vermißt; in der Übersicht der hemimetabolen Insekten (S. 125) schließlich steht für die Wanzen (Heteroptera) der irreführende Name Hemipteroidea. Fehler und Verbesserungsmöglichkeiten wie diese sind aber eher die Ausnahme und wiegen nicht so schwer, daß sie den Wert des Buches ernsthaft beeinträchtigen könnten. Als Einführung in die Formenkenntnis der heimischen Kleintierwelt wird es sich im Lehrbetrieb an Hochschulen und Gymnasien und sicher auch in der Hand des Autodidakten bewähren.

H. Ulrich

Dreyer, W. (1986): *Die Libellen (Das umfassende Handbuch zur Biologie und Ökologie aller mitteleuropäischen Arten mit Bestimmungsschlüsseln für Imagines und Larven).* 219 Seiten, Gerstenberg Verlag, Hildesheim.

Erst nachdem gut zwei Drittel unserer einheimischen Libellen entweder ausgerottet, weitgehend verschwunden oder zumindest ernsthaft bedroht sind, erscheint ein modernes Handbuch, das einen Überblick über Biologie und Ökologie, sowie einen guten Bestimmungsschlüssel für Imagines und Larven bietet. Über den ersten Aspekt informierte vor Jahren das (nur mit Farbzeichnungen illustrierte) Buch von Schiemenz (1953), einen etwas detaillierteren Überblick bot Robert (1959). Schiemenz behandelte aber nur die deutschen Libellen und Robert fehlte ein Bestimmungsschlüssel. All dies und noch viel mehr bietet der Verfasser in den folgenden Abschnitten: Die Weidenjungfer: vierzig Tage in der Luft (ein exemplarischer Lebenslauf einer Art im Imaginalzustand); Die Urlibellen: 250 Millionen Jahre Geschichte (Fossilgeschichte der Gruppe seit dem Oberkarbon); Die heimischen Arten: 80 Lebensläufe (ein Abriß der Biologie von den einheimischen Arten); Der Körperbau: langgestreckt und aerodynamisch (Funktionsmorphologie); Der Flug: lautlose Hubschrauber (Fluganpassungen und -apparat); Die Nahrung: Jäger und Gejagte (alle Libellen sind Räuber); Die Partnerfindung: Warten und Suchen (die diversen Strategien der Paarfindung); Die Paarung: Hochzeit auf Umwegen (die merkwürdige Herausbildung eines sekundären Begattungsorgans und das eigenartige Paarungsrad); Die Eiablage: zurück ins Wasser (die verschiedenen Eiablagemodus); Die Larven: gefräßige Lauerjäger (Schilderung der längeren Lebensabschnitte als luftatmende Fleischfresser unter Wasser); Die „Geburt": Libellen fahren aus der Haut (das verwundbarste Stadium wird erreicht, wenn die Larve zur Häutung aus dem Wasser kriecht, häutet und nach der Ausfaltung aller Imaginalorgane vor allem die Flügel aushärtet); Die Lebensräume: an Teichen, Bächen und Flüssen (neben Ubiqisten gibt es viele streng an besondere Umweltbedingungen geknüpfte Arten); Die Moorlibellen: Leben unter extremen Bedingungen (eines der best untersuchten Beispiele sind die in oft extrem sauren Gewässern mit strengen Umweltbedingungen, wie starke und brüske Temperaturänderungen und Nahrungsknappheit lebenden Arten); Die Flugzeiten: Beobachten nach Plan (will man auch nur das Auftreten bestimmter Formen feststellen, muß man wissen, wann sie in welchem Stadium und unter welchen Biotop- und Witterungsbedingungen auftreten); Gefährdung und Schutz: wie lange noch? (durch die radikale Verdrängung ihrer Lebensräume sind viele Arten sehr bedroht — hier gilt es, geeignete Maßnahmen zur Biotoppflege zu entwickeln); Die Verbreitungsübersicht: Wo fliegen sie noch? (brachten die Flugzeiten-Tabellen das genauere Zeitschema des Auftretens, findet man hier ein Verzeichnis nach den Bundesländern). Der Anhang schließlich bringt einen (mit Zeichnungen und Fotos illustrierten) Bestimmungsschlüssel der Imaginalstadien für die 80 einheimischen Arten und einen aus der Veröffentlichung von Franke (1979) adaptierten zur Identifikation von 77 Arten im Larvalstadium. Anschließend findet man die Literatur zu den oben einzeln vorgestellten Kapiteln, ein Verzeichnis libellenkundlicher Vereinigungen und ein Register.

Fehler gibt es nicht viele zu bemängeln, doch wurde der Rezensent darauf aufmerksam gemacht, daß das ganzseitige Farbfoto auf Seite 102 nicht *Sympetrum vulgatum*, sondern *Sympetrum depressiusculum*, die Sumpfheidelibelle, wiedergibt. Nach Anwendung des Schlüssels kann man diese Bestimmung recht deutlich bekräftigen. Ansonsten kann dieses Buch sowohl Studenten als auch Liebhabern der Libellenkunde bestens empfohlen werden.

F. Krapp

Müller, A. H. (1980): *Lehrbuch der Paläozoologie, Band II Invertebraten: Teil 1: Protozoa — Mollusca 1.* 3. Auflage. 628 Seiten mit 722 Abbildungen. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.

Das seit langem bestens eingeführte Lehrbuch von A. H. Müller liegt bereits in der 3. Auflage vor. Schon dieser Umstand illustriert, daß es längst zu dem Standardwerk in der systematischen Paläontologie geworden ist. Nach einer sehr kurzen Einführung in die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tierstämme (7 Seiten und 1 Seite Literatur) behandelt der hier besprochene Teil die Stämme Protozoa (100 Seiten), Archaeocyatha (17), Porifera (50 zuzüglich einiger mehr dort anzureihender Formen), Coelenterata (120), Bryozoa (42), Brachiopoda (74), den „Stamm" Vermes (36) und die ersten drei Klassen des Stammes Mollusca (130), nämlich die Amphineura (4), Scaphopoda (5) und Lamellibranchiata (120). Ein Anhang über rhythmische Wachstumsvorgänge bei Muscheln und anderen Hartteile ausbildenden Evertebraten, Nachträge und Berichtigungen, ein Personen- und ein Sachregister beschließen den Band. Die Literatur ist umfangreich, geht in allen Fällen bis etwa Oktober 1978, und befindet sich meist am Ende der jeweiligen Ordnung. Zu bedauern ist bei einem so umfangreichen und gediegenen Handbuch die zu knappe Behandlung des „Stammbaumes" der Metazoa und das wahrhaft fossile Konzept des Stammes Vermes, dessen Bezeichnung als Stamm bereits der Autor in seinem Text als fraglich und in Anführungszeichen setzte. Entsprechend findet man unter den Kapiteln über Bryozoa und Brachiopoda keine Hinweise, daß ihre Verwandten eventuell unter den frei kriechenden und wurmförmigen Tieren zu suchen seien. Eher merkwürdig mutet an, daß die „gegliederten Würmer" (gemeint sind wohl die Polychäten) wegen der Entdeckung der „gegliederten" *Neopilina* vor die Mollusken zu setzen sind (anstelle sie mit ihren Verwandten, den Gliederfüßern, im Zusammenhang zu besprechen). Hier fehlt die begriffliche Klarheit, was Segmentierung und Gliederung, resp. Mehrfachbildung im einzelnen bedeuten kann. Ähnliches gilt für die Lebensformtypen Wurm, Schwimmlarve, benthischer Aufsitzer, etc. Will man aus diesen vorstehend angeführten Kritikpunkten an einem so monumentalen und erfolgreichen Unternehmen die positive Nutzanwendung ziehen, so muß man fordern, daß sich die Neontologen verstärkt mit den nur fossil bekannten Gruppen der in diesem Band aufgeführten Organismen wie *Nannoconus*, Hystrichosphaeridea (Acritarcha, partim), Chitinozoa, Archaeocyatha (dies sollen „Kalkalgen" sein), Receptaculitidae (schwammähnlichen Organismen unsicherer systematischer Stellung), Conulata (hier wurden wohl seither durch B. Werner u. a. schon entscheidende Fortschritte erreicht), Stromatoporoidae + Spongiomorphida (? Hydrozoa) und Scolecodonta (meist als Kauapparate von Polychäten interpretiert) auseinandersetzen sollten. Man kann es nämlich nur bewundern, daß ein einzelner Mann, wenn auch mit dem Apparat seines Institutes, drei Auflagen eines so bewährten Handbuches schaffen konnte.

F. Krapp

Müller, A. H. (1981): *Lehrbuch der Paläozoologie, Band II Invertebraten: Teil 2: Mollusca 2 — Arthropoda 1.* 3. Auflage. 550 Seiten mit 692 Abbildungen. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.

Das berühmte Werk von A. H. Müller setzt hier mit der zweiten Hälfte der Mollusken und dem Beginn der Behandlung der Gliederfüßer fort. Den Gastropoden sind 100 Seiten, den Cephalopoden 242, den (ungleichgewichtigen) Arthropoden-Gruppen Merostomata 19, Arachnida 24, den Pycnogonida (einschließlich des im Anhang zu dieser Gruppe gestellten *Palaeoisopus*) 4, 5, den Merostomoidea 5, den Pseudonostraca 1, 5, den Marellomorphen 2 und den eigentlichen Trilobita 81 gewidmet. Dazu kommt noch die Behandlung einiger enigmatischer Gruppen, auf die weiter unten eingegangen wird. Wie ersichtlich, nehmen die Mollusken, und hier gemäß ihrer Bedeutung für Stratigraphie und Taxonomie vor allem die Schnecken und Kopffüßer, besonders die Ammoniten, den meisten Raum ein. Zu den taxonomisch unsicher zugeordneten Formen in diesem Band zählen die Gehäuse der „Klassen" Calyptotomatida (= „Hyoliten" i. w. S.) und Tentaculitiodea, der „Ordnung" Hyolithelminthes und der „Familien" Coleolidae und Cornulitidae. Es handelt sich sämtlich um Benthosformen des Paläozoikums mit ± konischen Gehäusen aus verschiedenen , oft kalkigen Substanzen, die deutliche Wachstumserscheinungen zeigen. Die Calyptotomatida besitzen Kalkschalen mit Opercula, deren Microstruktur ähnlich der von Molluskenschalen ist. Auch bei den Tentacultien wurde elektronenmikroskopisch und röntgenographisch die Molluskennatur nahegelegt. Die genauere Zugehörigkeit der übrigen Formen scheint ungeklärt. — Von den „Protarthropoda" werden nur die Onychophora näher behandelt, da drei Fossilien (*Aysheaia* aus den Burgess-Schiefern des Mittelkambriums und *Helenodora* aus Toneisenkonkretionen des Oberkarbons) unter anderen Möglichkeiten auch als marine (bzw. limnische?) Onychophora gedeutet wurden. An eigentlichen Arthropoden werden die drei Unterstämme der Chelicerata, Pycnogonida und Trilobitomorpha behandelt. Vom ersten ist vor allem die etwas zu geraffte Darstellung zu bemängeln, doch gibt es hier im „Treatise on Invertebrate Paleontology" von Moore einen umfassenden Beitrag gerade zu dieser Gruppe. Recht positiv fand der Rez. die Behandlung seiner Lieblingsgruppe, der Pantopoden. Hier ist fast alle neuere Literatur zur Phylogenie der Gruppe ausgewertet. Es fehlt nur der Hinweis, daß unabhängig von Lehmann aus Dubinin die verkehrte Orientierung der Palaeopantopoda durch Broili berichtigt hat. Da die Trilobiten und ihre Verwandtschaft wiederum wichtige Leitfossilien umfassen, ist ihre Behandlung wieder recht umfassend, ebenso die Erfassung der neueren Literatur. Ein kurzer Anhang über die Klasse Arthropleurida, sowie die völlig rätselhaften Metazoen (Coelomaten) *Tullimonstrum* und *Opabinia* beenden den sehr reichhaltigen Band. Er ist ein solches Muß für jede zoologisch ausgerichtete Bibliothek, daß es sich erübrigt, eine Empfehlung auszusprechen.

F. Krapp

Lehmann, G. & G. Hillmer (1980): *Wirbellose Tiere der Vorzeit. Leitfaden der systematischen Paläontologie.* Flexibles Taschenbuch, XI + 340 Seiten. Ferdinand Enke Verlag Stuttgart.

Der Plan dieses Taschenbuches fußt auf dem Bedürfnis der Lehre am Geolog.-Paläontolog. Institut der Universität Hamburg. Im deutschen Sprachraum fehlte ein kompaktes Werk, das dem Studenten eine gediegene Einführung in die systematische Paläontologie bietet. Diesem Konzept wird aber schon der Übertitel nicht gerecht, der Untertitel umschreibt den gesteckten Rahmen schon genauer. Das verwendete System der Organismen scheint dem Rezensenten nicht sehr schlüssig: Geißeltragende Organismena („Flagellaten") findet man sowohl im Reich Protista (was begründet erscheint) — offenbar jedoch nur die autotrophen Formen, da andererseits im Reich Animalia die Protozoa auch die (heterotrophen) Zoo-Flagellaten enthalten. Bei der Diskussion der Hypothesen über die Entstehung des Lebens auf der Erde fällt auf, daß die wahrscheinlichste (Urzeugung aus anorganischer Materie in anoxischem Milieu) ausgerechnet ideologisch erklärt wird. Aber wahrscheinlich entstanden diese stilistischen Verkürzungen nur beim Kondensieren eines vorher ausführlicheren und differenzierten Skriptentextes. Von den etwa 300 Seiten, die den Metazoen gewidmet sind, entfällt ein Drittel auf die Mollusca. Die Abbildungen wurden nach bereits veröffentlichten Vorlagen umgezeichnet, ein Teil davon aber ist recht klein. Dies mag aber auch am Taschenbuchformat liegen. Schwerwiegender scheint, daß man in einem Buch für Anfänger bei den Abbildungen keinerlei Angaben findet, welche ihre wirklichen Dimensionen sind.

F. Krapp

Berichtigung

Bei der Rezension des *Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/II: Paarhufer* im letzten Heft (B.z.B. 37: 343) wurde der Verlag falsch angegeben. Das Buch erschien im *AULA-Verlag,* Wiesbaden.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 38 | H. 1 | S. 71—72 | Bonn, März 1987

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

Bonner zoologische Beiträge
Band 38, Heft 1, 1987

INHALT

A new species of *Crocidura* Wagler, 1832 (Soricidae) from Zambia
R. Hutterer & N. J. Dippenaar 1

Verbreitung und Dynamik von Haus- und Feldsperling (*Passer domesticus*, *P. montanus*) am bayerischen Nordalpenrand
E. Bezzel 9

Systematics and evolution in the savanna species of the genus *Batis* (Aves) in Africa
W. J. Lawson 19

Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppell, 1835 aus der Arabischen Republik Jemen
J. P. Fritz & F. Schütte 47

Anthiciden aus Namibia II (Coleoptera; Anthicidae)
G. Uhmann 59

Buchbesprechungen 65

Hinweise für Autoren/Information for contributors 71

QL
1
B72Z
NH

QL1
B722
NH

ONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
OCT 01 1987
LIBRARIES

Band 38, Heft 2, 1987 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 73—86	Bonn, Juli 1987

Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae)

Hubert Pschorn-Walcher

Abstract. Eggs of ectoparasitic *Exenterus*-species (Ichneumonidae) are anchored in the skin of larvae of Diprionid sawflies. Three types of anchor-apparatus can be distinguished which are shown in Fig. 1 (based upon Mason 1967). The three types represent a phylogenetic line commencing with primitive, unipedicellate anchors (*E. adspersus*, *E. tricolor*), and, through intermediate forms (*E. vellicatus*, *E. confusus*, *E. amictorius*), leading to the highly developed anchors typical for the four members of the *E. abruptorius*-group. The development of the oocytes of *E. vellicatus* demonstrates that the unipedicellate type is the original state from which the bipedicellate type has been derived (Fig. 2). Species with simple, unipedicellate anchors lay their eggs precisely on such areas of the host's skin where they cannot be reached by the mandibles of the victim (Fig. 3). Species with highly specialized, deeply embedded eggs disperse them over the entire sawfly abdomen (Fig. 4). Species with primitive anchors attack mature, feeding larvae and prespinners in about equal proportions, often suffering heavy egg losses during the last moult of the host. Species of the advanced *E. abruptorius*-group oviposit exclusively on the prespinning instar, which has also lost the defense reaction typical for feeding Diprionid larvae. As prespinners soon drop to the ground, this instar is only shortly available for oviposition. By evolving a high degree of host specificity, species of the *E. abruptorius*-group have, however, well adapted themselves phenologically and ecologically to their respective host species. The three parasitoid species attacking the three spruce-feeding Diprionid species represent a relatively primitive, little differentiated lineage, whereas evolution of egg structure and oviposition behaviour has progressed further in the species group attacking pine-feeding Diprionids; one species of this group has been able to move onto *Monoctenus* spp. feeding on juniper (Cupressaceae) (Fig. 5).

Key words. Hymenoptera, Diprionid sawflies, parasitoids, *Exenterus* spp., egg structure, oviposition behaviour.

Einleitung

Die Vertreter der artenreichen Unterfamilie der Tryphoninae (Familie Ichneumonidae = Schlupfwespen s. str.) schmarotzen als Ektoparasiten (genauer: Parasitoide) vorwiegend bei den Afterraupen der Blattwespen (Tenthredinoidea); nur die Angehörigen der Tribus der Phytodietini befallen die Raupen verschiedener Klein- und Großschmetterlinge. Alle Tryphoninae zeichnen sich durch eine biologische Besonderheit aus: Sie legen ihre mit einem Anker versehenen Eier in die Haut noch fressender oder erwachsener Wirtslarven ab. Im Gegensatz zu den meisten anderen ektoparasitischen Hymenopteren paralysieren die Tryphoninae die Wirtsraupen jedoch nicht, so daß sich diese noch einspinnen und zum Präpuppenstadium umformen können. Meist wird nur ein Ei je Afterraupe abgelegt, doch kommt auch Superparasitierung mit 2 oder mehr Eiablagen je Wirtslarve vor. In der Regel schlüpfen die Eier erst nach der Kokonbildung der Wirte, und die Parasitoiden saugen dann die Präpuppen aus.

Stets kann sich nur ein einziges Individuum des Parasiten pro Wirtskokon entwickeln; es liegt also Solitärparasitismus vor (Pschorn-Walcher 1973).

Die Eiablage der Tryphoninen ist in mehrfacher Hinsicht riskant: die in der Wirtshaut verankerten Eier können von der Wirtslarve abgebissen und vor allem bei der Häutung abgestreift werden. Ebenso können sie beim Abwandern der Einspinnlarven in die Bodenstreu oder im Zuge der Kokonbildung beschädigt oder abgerissen werden. Für die Weibchen der Tryphoninae ist es also geradezu „lebenswichtig", ihre Eier an solchen Stellen des Wirtskörpers zu plazieren, an denen sie von den Mandibeln der Wirtsraupe nicht erreicht werden können und/oder sie so fest und sicher am Wirt zu verankern, daß sie der Gefahr des Abstreifens bei der Häutung und Kokonbildung des Wirtes entgehen. Ein Weg hierzu besteht auch darin, möglichst erwachsene Wirtslarven bzw. Einspinnlarven zu attackieren, wobei die Eier dann höchstens noch eine einzige Wirtshäutung (von der Altlarve zur Einspinnlarve/Präpuppe) zu überstehen haben.

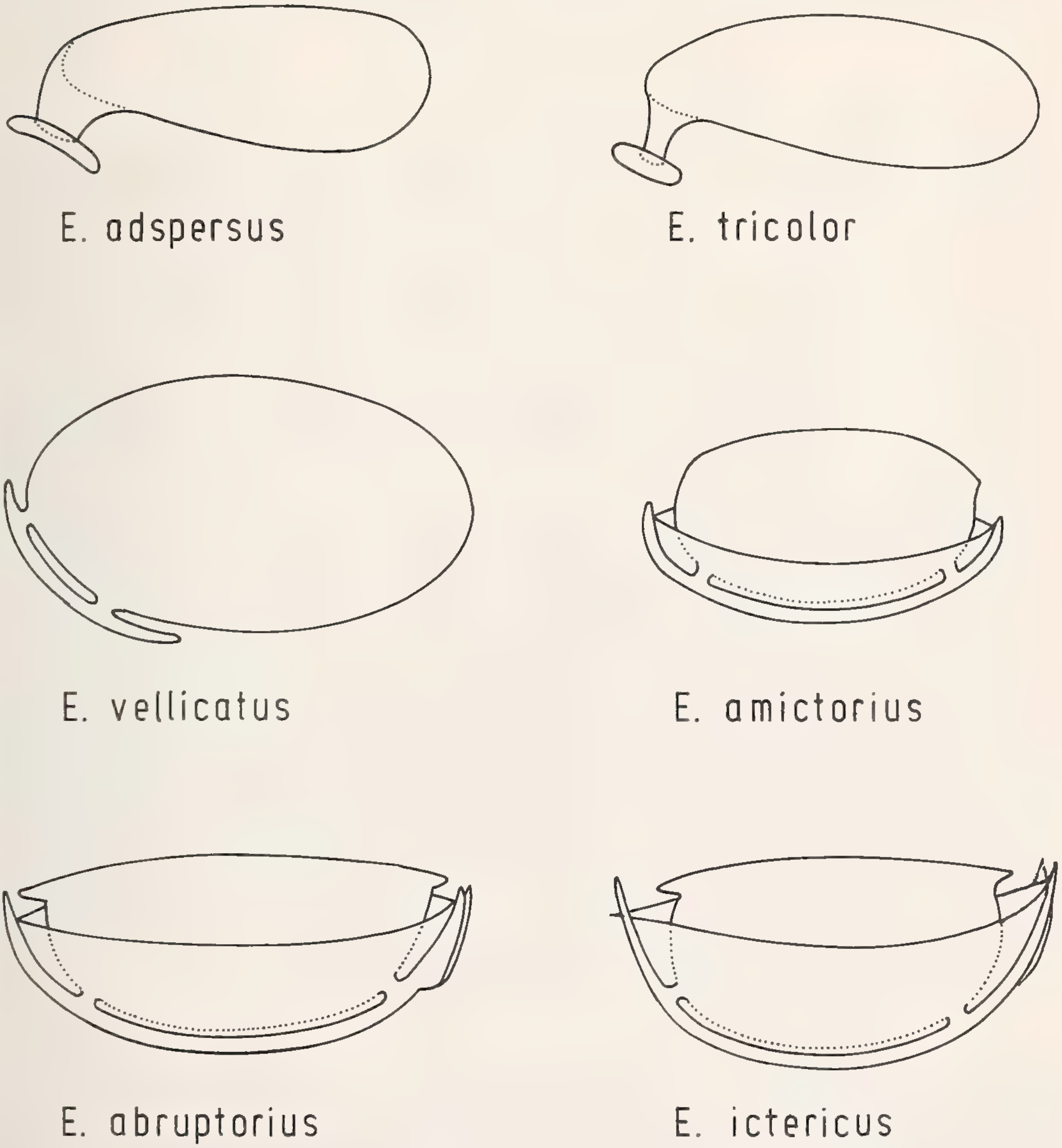
Zur Befestigung ihrer Eier am Wirt haben die Tryphoninae einfache bis hochkomplizierte Ankerstrukturen entwickelt, mit deren Hilfe sie an der Wirtshaut angeheftet, meist aber fest am Körper des Wirtes verankert werden. Diese Anker können nur knopfförmig sein; häufig jedoch sind sie gestielt und tragen eine Haftscheibe oder einen richtigen „Schiffsanker"; oder es sind hochkomplizierte Gebilde vorhanden, die das Ei schalenförmig umschließen und es mit Widerhaken tief in der Wirtshaut verankern. Die Anker sind oft so charakteristisch, daß manche Tryphoninen-Arten anhand ihrer Eier leichter bestimmt werden können als auf der Basis imaginaler Merkmale (Zinnert 1969, Kasparyan 1973).

Innerhalb der Tryphoninae nimmt die artenreiche, in Eurasien und Nordamerika verbreitete Gattung *Exenterus* eine gewisse Sonderstellung ein: (1) alle Arten schmarotzen als einzige Vertreter der Tryphoninae ausschließlich bei den Buschhorn-Blattwespen der Familie Diprionidae. (2) Die Ankerstrukturen innerhalb der Gattung *Exenterus* weisen eine ungewöhnlich große Mannigfaltigkeit auf, die von relativ primitiven Typen bis zu den höchstkomplizierten, bei Tryphoninen bekannten Verankerungsmechanismen reicht. Die ausgeprägte Wirtsspezifität und Einnischung auf eine einzige Blattwespenfamilie, sowie die Ausbildung zunehmend komplizierter und besser adaptierter Ankerapparate, lassen vermuten, daß die Vertreter der Gattung *Exenterus* sich schon sehr früh auf Wirte der Familie Diprionidae spezialisiert und zusammen mit diesen eine lange, gemeinsame Evolution durchgemacht haben.

Da die Anker der häufigsten europäischen *Exenterus*-Arten schon von Mason (1967) beschrieben wurden, soll hier auf deren Bau nur insoweit eingegangen werden, als dies zum Verständnis der nachfolgenden Kapitel notwenig erscheint. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es zu prüfen, ob engere Beziehungen zwischen der Form (dem Ausbildungsgrad) der Anker und (1) der Plazierung der Eier am Wirt, (2) dem zur Eiablage bevorzugten Wirtsstadium sowie (3) dem Grad der Wirtsspezifität der einzelnen *Exenterus*-Arten bestehen. Eine Klärung dieser etho-ökologischen Fragen sollte Hinweise darauf geben, inwieweit es diesen Parasitoiden im Zuge der Evolution gelungen ist, den geschilderten Gefahren ihres risikoreichen Eiablageverhaltens durch die Ausbildung hochadaptierter Ankermechanismen und entsprechend co-adaptierter Verhaltensanpassungen bei der Auswahl geeigneter Wirtsindividuen und günstiger Eiablageorte am Wirt zu entgehen.

Anker-Typen bei den Eiern von *Exenterus* spp.

Insgesamt kommen in Europa 9 Arten der Gattung *Exenterus* vor, denen in Mitteleuropa 16 Diprioniden-Arten (in ganz Europa über 20 Arten) als potentielle Wirte gegenüberstehen (Pschorn-Walcher 1982). Sie verteilen sich auf 2 Artengruppen: (1) die primitivere *amictorius*-Gruppe mit den Arten *E. amictorius* Panz., *E. adspersus* Htg., *E. tricolor* Roman, *E. vellicatus* Cushm. und *E. confusus* Kerrich sowie (2) die phylogenetisch höher stehende *abruptorius*-Gruppe mit den Arten *E. abruptorius* Thunbg., *E. simplex* Thoms., *E. oriolus* Htg. und *E. ictericus* Grav. Letztere Art steht etwas isoliert und wurde daher gelegentlich in eine eigene Gattung gestellt, ein Vor-



E. adspersus

E. tricolor

E. vellicatus

E. amictorius

E. abruptorius

E. icterícus

Abb. 1: Ankerformen europäischer *Exenterus*-Arten (nach Mason 1967; teilweise nach eigenen Präparaten umgezeichnet).

gehen, das aber wenig Berechtigung hat (Mason 1967). Eine weitere Art, *E. claripennis* Thoms. wird hier als identisch mit *E. amictorius* angesehen, wofür auch Mason (l. c.) plädiert. Bei den Ankerformen lassen sich 3 mehr oder minder deutliche Entwicklungstypen unterscheiden, die im folgenden kurz besprochen werden sollen.

Exenterus adspersus-Typ (Abb. 1)

Hierher gehören die beiden Arten *E. adspersus* und *E. tricolor.* Die Anker der Eier beider Arten sind von recht einfachem Bau, wie er auch bei vielen anderen Tryphoninen (mit gewissen Abwandlungen) vorliegt (vgl. Zinnert 1969, Kasparyan 1973). Es tritt nur ein Eistiel auf, der am acephalen Eipol ansetzt und an dessen Ende ein kleiner scheibenförmiger Anker sitzt. Wie Abb. 1 zeigt, sind die Unterschiede bei beiden Arten relativ gering. Der Eistiel von *E. adspersus* ist kräftiger, elliptisch verdickt, und die Ankerscheibe ist etwas größer als jene von *E. tricolor.*

Exenterus amictorius-Typ (Abb. 1)

Dieser Typus nimmt eine Art Übergangsstellung vom einfachen zum hochkomplizierten Ankertyp ein. Er ist charakterisiert durch den Beginn eines neuen Bauplans, der stufenweise von *E. vellicatus,* über *E. confusus,* zum bereits relativ hoch entwickelten Ankerapparat von *E. amictorius* führt. Die ursprünglich elliptische Ankerscheibe wird wesentlich vergrößert und nunmehr von 2 Eistielen getragen, die relativ dünn und stark verkürzt sind. Bei *E. vellicatus* liegt der 2., neu erworbene Eistiel dem ersten noch stark genähert, also noch in der acephalen Hälfte des Eies. Eine Untersuchung der Ovariolen der Weibchen von *E. vellicatus* hat ergeben, daß bei den unreifen Oocyten noch ein einziger endständiger Eistiel mit scheibenförmigem Anker vorliegt. Die Ankerscheibe verlängert sich im Zuge der Eireifung zur cephalen Eihälfte hin, und erst jetzt bildet sich durch eine Vorwölbung von der Oocyte aus ein 2. sekundärer Eistiel, der mit der langovalen Ankerscheibe Kontakt aufnimmt, wie dies aus Abb. 2 ersichtlich ist. Beim Ei von *E. confusus* ist die Vergrößerung des Ankers erneut weiter fortgeschritten, und der 2. Eistiel ist nunmehr auf die vordere Hälfte des Eies gerückt, so daß er näher dem cephalen Pol zu liegen kommt. Der Anker selbst ist bereits flach schalenförmig ausgebildet und trägt an beiden Enden einen zahnartigen Fortsatz, der am cephalen Pol gegabelt erscheint. Diese Zähne dienen als eine Art Widerhaken zur besseren Fixierung des Ankers in der Wirtshaut. Einen ähnlichen Ankerapparat finden wir bei *E. amictorius,* doch ist nun der Anker noch deutlicher schalenförmig entwickelt und umschließt fast die ganze untere Hälfte des Eies, so daß dieses noch tiefer in den Rumpf des Wirtes eingebettet werden kann. Während das Ei von *E. vellicatus* nach dessen Ablage noch fast völlig über die Wirtshaut herausragt, ist jenes von *E. confusus* schon etwas versenkt und dasjenige von *E. amictorius* ragt nur mehr mit seiner oberen Hälfte über die Kuticula der Wirtslarve empor.

Exenterus abruptorius-Typ (Abb. 1)

Die Umbildung des Ankers zu einem schalenförmigen Gebilde findet seine höchste Vollendung bei den verbleibenden 4 Arten (*E. abruptorius, E. simplex, E. oriolus* und *E. ictericus*), deren Anker-Apparate in ihrem Bauplan weitgehend identisch sind. Der Anker umhüllt wie eine Nußschale das Ei fast bis zu seinem oberen Rand. Das Ei

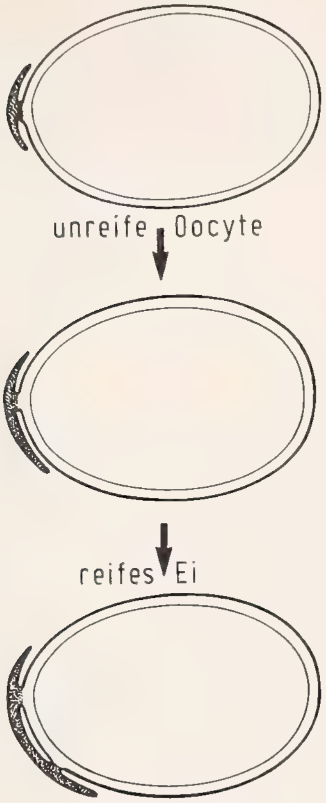


Abb. 2: Entwicklung des bipedicellaten Ankers von *Exenterus vellicatus* bei Oocyten verschiedener Reifegrade (Anker und Eistiele punktiert).

selbst ist dorsal ziemlich abgeflacht und trägt an beiden Enden je einen zungenförmigen Fortsatz, die sich nach der Eiablage eng an die Wirtshaut anlegen und wohl als „Wundverschluß" dienen. Das Ei wird praktisch vollständig in den Wirtskörper eingesenkt, so daß seine Oberfläche kaum die Kutikula der Wirtshaut überragt. Widerhaken unterschiedlicher Form an beiden Enden des Ankers garantieren eine feste Einbettung des Eies im Rumpf der Wirtslarven. Der Ankerapparat vom *E. abruptorius*-Typ zählt zu den höchst entwickelten, von Tryphoninen bekannten Befestigungsmechanismen. Er ähnelt in seinem Bauplan stark den Ankern der (mit *Exenterus* verwandten) Gattung *Eridolius*, die insofern noch komplizierter erscheinen, als daß hier auch seitliche Widerhaken (zusätzlich zu den endständigen Ankerzähnen) auftreten können (vgl. Abb. 4 in Zinnert 1969).

Abwehrverhalten der Wirtslarven; Eiablage der Parasitoiden

Abwehrreaktionen der Wirtslarven

Die Larven der Diprioniden weisen ein familientypisches Abwehrverhalten auf, mit dem sie Räuber und Parasiten abzuschrecken versuchen. Die Larven heben ruckartig den Vorderkörper an — häufig auch gleichzeitig das Hinterende — und nehmen so eine langgestreckte L- oder U-förmige Drohhaltung an. Dabei erbrechen sie ein blasenförmiges, wieder einziehbares Tröpfchen Harzsubstanz, die sie im Zuge der Nahrungsaufnahme in Divertikeln des Vorderdarms gespeichert haben (Blum 1981). Indem sie mit dem Kopf gegen den Angreifer schlagen, versuchen sie, diesen mit dem klebrigen Terpenoidtropfen zu beschmieren und abzuwehren. Dieses Verhalten ist sowohl bei solitären Arten mit einzeln fressenden Larven als auch bei den gregären, in Geschwisterverbänden lebenden Formen ausgebildet. Bei den in Kolonien fressenden Arten tritt zusätzlich noch das sogenannte „Schnippen" auf. Dabei schlagen die Larven bei Störungen mehr oder minder synchron mit dem Vorderkörper auf und ab, und diese gemeinsamen Schnippbewegungen werden in Abständen von wenigen Sekunden solange wiederholt, wie die Reizsituation anhält. Das Schnippen pflanzt sich rasch auf benachbarte Larvenkolonien fort, wobei schon geringfügige Störungen eine solche Kettenreaktion über mehrere, am gleichen Ast fressende Larvenfamilien hinweg auslösen können. Gesellig fressende Arten zeigen zudem häufig eine aposematische Warnfärbung, während solitär fressende in der Regel eine grünliche Tarnfärbung aufweisen (Prop 1960, Ghent 1960).

Die Weibchen der Larvenparasiten fliegen bei der Wirtssuche zunächst nur eine günstige Warteposition an der Peripherie einer Larvenkolonie an. Einige Schlupfwespenarten (*Lamachus* ssp. etc.) und Raupenfliegen (*Drino* spp.) versuchen von dort aus, sich im Zeitlupentempo an eine nahegelegene Wirtslarve anzuschleichen, bis sie diese mit dem vorgestreckten Legebohrer erreichen können. Lösen sie beim Zielobjekt eine Schreckreaktion aus, so weichen sie rasch zurück. Diese Angriffe auf Wirtslarven einer Kolonie können stunden- (bis tage-)lang fortgesetzt werden (Eichhorn 1980). Andere Schlupfwespen hingegen, wie die hier interessierenden *Exenterus*-Arten, überfallen günstig erreichbare Wirte in einem blitzschnellen Angriff, um ein Ei abzulegen, und fliegen ebenso rasch wieder auf ihren „Ansitz" zurück, so daß sie in der Regel der Abwehrreaktion ihrer Opfer entgehen.

Eiablagevorgang

Wie erwähnt, geht die Eiablage der *Exenterus*-Arten so rasch vor sich, daß eine genaue Beobachtung kaum möglich ist. Sicher ist, daß dabei nur der Anker im Legebohrer entlang gleitet, während das Ei unten heraushängt. Dadurch wird nur der Anker unter die Wirtshaut plaziert. Bei den schalenförmigen Eiern vom *E. abruptorius*-Typ wird der Anker offenbar zunächst umgestülpt und zusammengeklappt, ähnlich wie ein vom Wind umgedrehter und zusammengedrückter Regenschirm. So gleitet er durch den Legebohrer und wird in den Wirt eingestochen. Dann schnappt er wieder in seine normale Position zurück und liegt nun eng dem versenkten Ei an. Mason (1967) hat dies recht anschaulich gemacht, wenn er sagt, man stelle sich eine große Melone (als Ei des Parasiten) vor, die in einem aufgespannten Regenschirm liegt und durch zwei Fortsätze (die Eistiele) im Schirm befestigt ist. Durch die einsetzende Wundreaktion (Kallusbildung) wird der Anker zusätzlich fixiert, so daß schließlich eine Art hartschalige, braune Kapsel entsteht, in die das Ei teilweise (beim *amictorius*-Typ) oder fast zur Gänze (beim *abruptorius*-Typ) eingebettet ist.

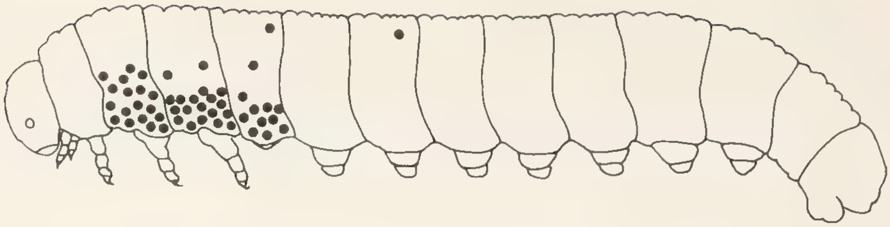
Die Embryonalentwicklung der *Exenterus*-Eier beginnt bereits vor der Kokonbildung der Wirte, das Schlüpfen jedoch stets erst hinterher. Dabei schlüpfen die Junglarven vom *adspersus*-Typ am cephalen Eipol aus und saugen sich, mit ihrem Hinterende noch in der leeren Eihülle steckend, am Wirt fest. In der Regel verlassen sie aber die Eihülle bald. Bei den Arten mit hochentwickelten, schalenförmigen Ankern platzt das Chorion dorsomedian auf; die Junglarven schlüpfen also „nach oben" aus dem Ei und beißen sich dann irgendwo am Körper der Eonymphe (Präpuppe) des Wirtes fest. Die Junglarven von *Exenterus* spp. und verwandter Tryphoninen besitzen dorsal und lateral kräftige, lange Borsten (vgl. Abb. 11 in Zinnert 1969), mit deren Hilfe sie sich gegen die feste Kokonwand des Wirtes stemmen. So können sie sich — „auf dem Rücken laufend" — behende auf dem weicheren Wirtskörper fortbewegen.

Plazierung der Eier am Wirt

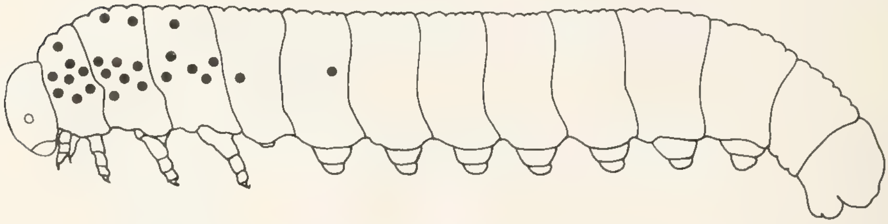
Bisher sind erst von 5 *Exenterus*-Arten genügend Eiablagen registriert worden, um Aussagen über die genauen Eiablageorte am Wirtskörper machen zu können. Von den übrigen Arten sind nur Einzelbefunde bekannt. Da diese meist bei den seltenen, solitären Diprioniden schmarotzen, ist eine ausreichende Materialbeschaffung wenig aussichtsreich.

Ähnlich wie bei den Ankerformen, lassen sich auch bei der Plazierung der Eier am Wirt 3 Typen unterscheiden: Der 1. Typ ist durch eine gezielte, auf einen engen Körperbereich der Wirtslarve lokalisierte Eiablage charakterisiert (Abb. 3). Hierzu gehören *E. adspersus* und *E. tricolor.* Ersterer legt seine Eier praktisch nur auf dem Meso- und Metathorax sowie auf das 1. Abdominalsegment der Afterraupen ab. Zudem wird auf diesen 3 Segmenten ganz eindeutig der ventrale und latero-ventrale Bereich bevorzugt. Die meisten Eiablagen findet man demnach zwischen den Mittel- und Hintercoxen der Thorakalbeine, bzw. neben oder hinter deren Hüften. (In der Lateralansicht in Abb. 3 kommt die Häufung der Eier im ventralen Bereich nicht so deutlich zum Ausdruck.) Auch bei *E. tricolor* konzentriert sich die Eiablage auf den Thorakalbereich der Afterraupen, doch werden hier die lateralen und dorso-lateralen Partien von Pro-, Meso- und Metathorax bevorzugt. Der 2. Typ wird von *E. amictorius* repräsentiert (Abb. 3). Diese Art bevorzugt zwar ebenfalls noch den dorsalen Bereich von Meso- und Metathorax, legt aber in etwa 40 % der Fälle auch im dorsalen Teil der vorderen Abdominalsegmente ab. Dem 3. Typ schließlich gehören *E. oriolus* und *E. abruptorius* an, bei denen die Eier sich praktisch über den ganzen Rumpf der Wirtsraupen verteilt finden. Bei *E. oriolus* häufen sich die Eiablagen im dorsalen Bereich der Abdominalsegmente 3—8, während am Thorax, sowie lateral und ventral nur wenige anzutreffen sind (Eichhorn 1981). Bei *E. abruptorius* ist die Verteilung der Eier noch gleichmäßiger. Es werden alle 13 Segmente als Eiablageorte genutzt, nur die ventralen Segmentzonen werden kaum belegt (Abb. 4).

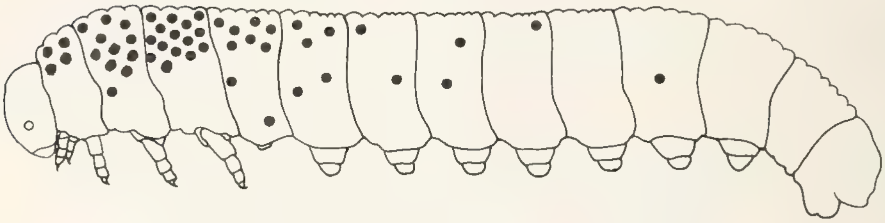
Vergleicht man die Ankerformen der 5 Arten (Abb. 1) mit der Plazierung ihrer Eier (Abb. 3, 4), so wird eine klare Korrelation erkennbar: Die beiden Arten mit dem primitivsten Ankertyp (*E. adspersus*, *E. tricolor*) legen ihre Eier gezielt und eng lokalisiert in einem Körperbereich der Wirtslarven ab, wo sie von den Mandibeln der Opfer nicht erreicht werden können. Demgegenüber sind *E. oriolus* und *E. abruptorius* mit ihren hochentwickelten Ankertypen bei der Eiablage wenig wählerisch, weil bei ihnen die tief im Wirtskörper verankerten Eier praktisch unangreifbar sind, selbst wenn sie auf die den Mandibeln der Wirtslarve zugänglichen, hinteren Abdominalsegmente abgelegt werden. *E. amictorius* nimmt sowohl hinsichtlich Ankerform, wie auch bezüg-



E. adspersus (50 Eier auf N. sertifer)



E. tricolor (25 Eier auf G. polytoma)



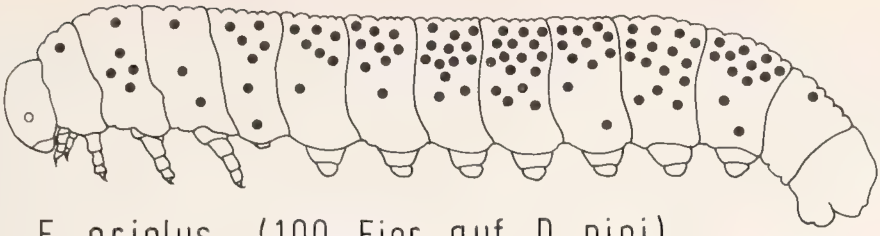
E. amictorius (50 Eier auf N. sertifer)

Abb. 3: Eiablageorte von drei *Exenterus*-Arten mit primitiven Ankertypen.

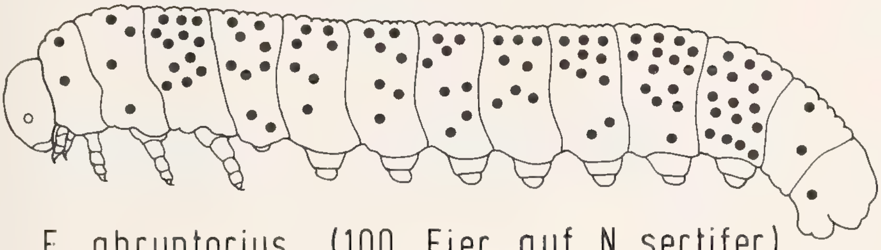
lich der Eiplazierung, eine Mittelstellung zwischen den beiden genannten Artenpaaren ein.

Bevorzugte Wirtsstadien

Bei den Diprioniden durchlaufen die Männchen 4, die Weibchen 5 fressende Larvenstadien. Sind die Larven voll erwachsen, so häuten sie sich noch ein weiteres Mal zur sogenannten „Einspinnlarve", die keine Nahrung mehr aufnimmt und spätestens innerhalb von 1—2 Tagen zur Kokonbildung abwandert. Die Einspinnlarve ist gleich groß wie das letzte fressende Larvenstadium, unterscheidet sich aber deutlich in der reduzierten (blassen) Färbung und Beborstung. Nach dem Kokonspinnen wandelt sich die Einspinnlarve durch Schrumpfung und Verdickung — aber ohne eine weitere Häutung — zum Ruhestadium der sogenannten Eonymphe (frühes Präpuppenstadium)



E. oriolus (100 Eier auf D. pini)



E. abruptorius (100 Eier auf N. sertifer)

Abb. 4: Eiablageorte von zwei *Exenterus*-Arten mit komplizierten Ankerstrukturen.

um. Daraus folgt, daß Eier von *Exenterus* ssp., welche auf fressende Afterraupen abgelegt werden, mindestens eine Wirtshäutung (von der männlichen L_4 oder weiblichen L_5 zur Einspinnlarve) zu überstehen haben. Werden hingegen erst die Einspinnlarven befallen, so können die Eier nur noch bei der Kokonbildung beschädigt, aber nicht mehr im Verlauf einer Häutung abgestreift werden, da die Wirte noch im Präpuppenstadium am Parasitenbefall zugrundegehen. Für die Parasitoiden-Weibchen wäre es daher biologisch vorteilhaft, möglichst alte Wirtslarven zu befallen, um Eiverluste durch Häutungen zu begrenzen; zudem zeigen Einspinnlarven keine Abwehrreaktionen mehr, wohl aber können sich die Larven nun spiralig zusammenrollen.

Die Befallsfeststellung ist vor allem bei den Einspinnlarven schwierig, weil dieses Stadium im Freiland nur kurze Zeit und zudem schwer zu finden ist. Man kann aber das bevorzugte Wirtsstadium leicht durch einen Vergleich der Parasitierung der Altlarven und der Eonymphen in den frisch gesponnenen Kokons ermitteln. Findet man in den Larvenproben vom Baum keine *Exenterus*-Eier, wohl aber eine hohe Parasitierung der eingesponnenen Eonymphen im Boden, so ist dies ein Hinweis darauf, daß erst die Einspinnlarven mit Eiern belegt wurden. Hierzu ein Beispiel: Am 1. Juni 1964 wurden in einer Kiefernkultur im Wiener Becken 120 fressende Altlarven von *Neodiprion sertifer* Geoff. gesammelt und auf Eier von *E. abruptorius* untersucht, jedoch kein einziges Ei gefunden. Wenige Tage später wurde unter den gleichen Befallsbäumen eine Bodenprobe mit frisch gesponnenen Kokons entnommen. Dabei wiesen 76 von 100 untersuchten Eonymphen jeweils 1—3 Eier dieses Parasitoiden auf.

Zahlreiche Untersuchungen dieser Art in den letzten 20 Jahren haben ergeben, daß nur 2 *Exenterus*-Arten häufig Altlarven parasitieren, während alle andern Arten Einspinnlarven deutlich bevorzugen oder nahezu ausschließlich befallen. Am frühesten greift *E. adspersus* an. Insgesamt fanden sich 46,5 % seiner Eier auf den Altlarven von *N. sertifer* (L_4 bzw. L_5), während 53,5 % erst auf Einspinnlarven abgelegt wurden. Ähnliche, wenn auch weniger umfangreiche Beobachtungen wurden bei *E. tricolor* gemacht. In 3 Fällen konnte auch *E. confusus* auf erwachsenen Larven von *Gilpinia polytoma* Htg. festgestellt werden; da aber aus den Kokonproben erheblich mehr Imagines dieser Art schlüpften, darf angenommen werden, daß *E. confusus* Einspinnlarven deutlich bevorzugt. Demgegenüber wurden *E. amictorius*, *E. oriolus* und *E. abruptorius* bisher fast ausschließlich aus Kokonproben und nur sehr selten aus Larvenproben erhalten. Das gilt bei *E. amictorius* sowohl für *Diprion pini* L. als Wirt (Eichhorn 1981), als auch für *N. sertifer.* Obwohl bisher nur wenige Zuchtbefunde vorliegen, dürfte Ähnliches für *E. simplex* als Parasit von *Microdiprion pallipes* Fall. zutreffen. Von *E. vellicatus* und *E. ictericus* liegen bisher keine Beobachtungen vor.

Aus dem Gesagten ergibt sich eindeutig, daß die beiden Arten mit dem primitiveren Ankertyp (*E. adspersus*, *E. tricolor*) häufig bereits fressende Altlarven ihrer Wirte befallen, während Arten mit höher entwickelten Ankerstrukturen eindeutig bis ausschließlich Einspinnlarven bevorzugen. *E. confusus* scheint in beiden Kriterien eine Mittelstellung einzunehmen.

Wirtsspezifität

Das Wirtsspektrum der 9 europäischen *Exenterus*-Arten ist relativ gut bekannt. Eine Ausnahme machen nur die solitär lebenden *Gilpinia*-Arten an Kiefern, die in der Regel so selten sind, daß Kokonsuchen zur Erfassung ihrer *Exenterus*-Parasitierung kaum durchführbar sind (Pschorn-Walcher 1982). Diese Wirte sind daher in Abb. 5, die einen Überblick über den Wirtskreis der europäischen *Exenterus*-Arten gibt, weggelassen worden. Es wurden also von den an Kiefern fressenden Diprioniden nur die gut untersuchten, gesellig lebenden Vertreter berücksichtigt.

Abb. 5 zeigt, daß innerhalb der Gattung *Exenterus* 3 Typen von Wirtsspektren vorliegen. Die erste Gruppe umfaßt die drei ausschließlich bei den solitären Fichten-Diprioniden schmarotzenden Arten. Von diesen sind *E. tricolor* als ursprünglichste Art — mit dem primitivsten Ankersystem — sowie *E. vellicatus* bei allen drei Wirtsarten gleichermaßen vertreten, während *E. confusus* bereits gewisse Spezialisierungstendenzen zeigt. Eine ähnliche Situation treffen wir auch bei den 5 in Kiefern-Buschhornblattwespen schmarotzenden Arten an. Die Art mit dem ursprünglichsten Ankertyp, *E. adspersus*, konnte aus allen gregären, auf *Pinus* fressenden Wirtsarten gezogen werden, wenn auch meist nur in geringen Dichten. Auch *E. amictorius* besitzt noch ein relativ breites Wirtsspektrum, das aber schon eine deutliche Bevorzugung der beiden *Diprion*-Arten erkennen läßt, bei denen die Art als Hauptparasit in Erscheinung tritt, während sie bei den anderen Wirtsarten meist nur eine Nebenrolle spielt. *E. oriolus* und vor allem *E. simplex* und *E. abruptorius*, alles Arten mit hochspezialisierten Ankern, sind weitgehend bis hochgradig monophag, und das gilt auch für *E. ictericus*, der bisher nur aus *Monoctenus juniperi* L. an Wacholder gezogen wurde, und der, wie erwähnt, innerhalb der Gattung *Exenterus* eine etwas isolierte Stellung einnimmt, während sein Ankertyp weitgehend dem von *E. abruptorius*/*E. simplex* entspricht.

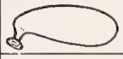
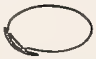
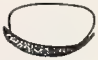
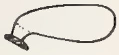
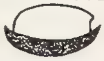
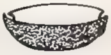
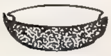
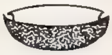
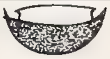
		Picea		Pinus spp.						Juniperus
Exenterus-Art	Ei-typ	Gilpinia abieticola	G. polytoma / hercyniae	Gilpinia socia	Gilpinia pallida	Diprion similis	Diprion pini	Microdiprion pallipes	Neodiprion sertifer	Monoctenus spp.
E. tricolor		—	—							
E. vellicatus		—	—							
E. confusus			▬							
E. adspersus				—	—	—	—	—	—	
E. amictorius				—	▬	▬	▬	—	—	
E. oriolus						—	▬			
E. simplex								▬		
E. abruptorius									▬	
E. ictericus										▬

Abb. 5: Ankertypen und Wirtsspezifität europäischer *Exenterus*-Arten (dicke Balken = Vorzugswirt, dünne Balken = Nebenwirte).

Festzuhalten bleibt, daß Arten mit einem relativ ursprünglichen Ankermechanismus einen geringeren Grad an Wirtsspezifität aufweisen als Arten mit hochspezialisierten Ankerapparaten. Letztere haben in der Regel ein sehr enges Wirtsspektrum, und 3 *Exenterus*-Arten sind bisher mit Sicherheit jeweils nur bei einer einzigen Wirtsart als monophage Schmarotzer nachgewiesen.

Diskussion

Mehrere Gründe sprechen dafür, daß der einfach gebaute, unipedicellate Eityp von *E. adspersus* und *E. tricolor* der phylogenetisch ursprünglichere ist. (1) Die Oocyten-Entwicklung von *E. vellicatus* (Abb. 2) verdeutlicht, daß bei den unreifen Oocyten zunächst nur ein Eistiel vorhanden ist, und zwar am acephalen Eipol. Der 2. Stiel des Ankers wird erst im Zuge der Eireifung gebildet. Damit steht nunmehr auch fest, daß bei den höheren Tryphoninen der acephale Eistiel der primäre, der cephale hingegen der sekundäre ist. (2) Morphologische Merkmale der Imagines (Kutikula-Skulpturierung etc.) weisen *E. tricolor* als die primitivste Art der Gattung *Exenterus* aus. Die große Ähnlichkeit (und schwierige Bestimmbarkeit) der Männchen von *E. tricolor* mit jenen von *E. vellicatus*, *E. confusus* und *E. adspersus* (Kerrich 1952) deutet ferner darauf hin, daß die bei den solitären Fichten-Diprioniden schmarotzenden *Exenterus*-Arten, sowie *E. adspersus* als polyphager Parasit der Kiefern-Buschhornblattwespen, nahe miteinander verwandt und ebenfalls als relativ ursprünglich anzusehen sind. (3) Der Wirtskreis von *E. adspersus* und auch (innerhalb der Wirtsarten an Fichte) von *E. tricolor* ist noch recht umfangreich, während ei- und imaginalmorphologisch höher stehende Arten eine ausgeprägte Wirtsspezifität aufweisen. (4) Diese Befunde stimmen gut mit dem allgemeinen Trend in der Evolution der Tryphoninae überein, der von recht einfachen, unipedicellaten zu sehr komplexen, bipedicellaten Eitypen führt, wie dies Zinnert (1969) und Kasparyan (1973) in einem Stammbaumschema für die Tribus der Exenterini bzw. der Tryphonini zum Ausdruck gebracht haben.

Die Verteilung der Eier am Wirt zeigt, daß ursprüngliche Arten der Gattung *Exenterus* ihre primitiven, unipedicellaten Eier noch sehr gezielt am Wirtskörper anbringen mußten, um ein Abbeißen durch die Wirtslarven zu vermeiden, während Arten mit höher entwickelten Ankerapparaten auf eine solche ortsgebundene Spezialisierung im Eiablageverhalten zunehmend verzichten konnten. Letzteres erscheint biologisch vorteilhaft, weil eine zielgerichtete Eiablage wegen des Abwehrverhaltens der Wirtslarven zeitlich aufwendiger und riskanter ist als eine unspezifische, welche viel unkomplizierter und rascher zu bewerkstelligen ist. Zinnert (1969) hat insgesamt 10 Tryphoninen-Arten mit einfachen, unipedicellaten Ankern (ähnlich dem *E. adspersus*-Typ) untersucht. Davon verankerten 5 Arten ihre Eier ausschließlich in der Kopfkapsel oder im „Nacken" der Wirtslarven, 3 Arten im Thorakalbereich, eine Art überraschenderweise im Enddarm (Eiablage durch die Afteröffnung), und nur eine einzige Art mit ursprünglichem Ankerbau wies eine recht unspezifische, über den Thorax und die ersten 7 Abdominalsegmente der Afterraupen verteilte Eiplazierung auf. Demgegenüber zeigten 4 von 5 Arten der Gattung *Eridolius* mit komplizierten, schalenförmigen Ankern (vom *E. abruptorius*-Typ) keine oder nur eine schwach ausgeprägte Ablageort-Präferenz; nur eine *Eridolius*-Art plazierte ihre Eier stets am Pro- und Mesothorax der befallenen Wirtslarven. Da Zinnert (l. c.) ausschließlich Nematinen-Wirte parasitologisch untersucht hat, die ein anderes Abwehrverhalten aufweisen (S-förmige Schreckstellung), sind seine Angaben nur bedingt vergleichbar. Dennoch zeigt sich auch bei dieser Wirtsgruppe offenbar ein ähnlicher Trend in der Evolution des Eiablageverhaltens ihrer Tryphoninen-Parasiten, wie bei den Diprioniden und ihren Schmarotzern aus der Gattung *Exenterus*.

Mit der Entwicklung effektiver Ankerstrukturen ging offenbar das Hinausschieben der Eiablage auf ein möglichst spätes Wirtsstadium, d. h. auf die Einspinnlarven einher. Auch dieser Trend ist biologisch vorteilhaft, weil dadurch Eiverluste durch das Abstreifen der Eier im Zuge von Larvenhäutungen vermieden werden konnten. Zudem ist bei den Einspinnlarven die Abwehrreaktion rückgebildet. Zinnert (1969) konnte bei zwei an Nematinen schmarotzenden Tryphoninen mit relativ einfach gebauten Ankern Eiausfälle von 50 % bis über 80 % feststellen, wenn die Eiablage im Labor auf noch fressende Wirtslarven erzwungen wurde. In Wahlversuchen wurden hingegen fast ausschließlich Einspinnlarven angenommen, jüngere Wirtsstadien jedoch verschmäht.

Die Beschränkung der Eiablage auf Afterraupen, die unmittelbar vor der Kokonbildung stehen, macht eine möglichst perfekte zeitliche Koinzidenz mit diesem nur kurzfristig verfügbaren Wirtsstadium erforderlich. Diese Synchronisation wurde durch die Einnischung auf eine einzige Wirtsart, d. h. durch eine Entwicklung von der Polyphagie zur Monophagie, begünstigt. Eine solche zeitliche und räumliche, wirtsgebundene Spezialisierung war vor allem bei den an Kiefern-Diprioniden schmarotzenden *Exenterus*-Arten angezeigt, weil deren Wirte auf den verschiedenen Kiefernarten (Weißkiefer, Schwarzkiefer, Latschenkiefer, Zirbe) schon allein aus Standortsgründen phänologisch und ökologisch viel stärker isoliert sind als die auf Rotfichte, unserer einzigen heimischen *Picea*-Art, lebenden *Gilpinia*-Arten. Die geringe Anzahl von Fichten-Diprioniden (drei Arten in Mitteleuropa) und ihre Beschränkung auf eine einzige Baumart dürfte auch der Grund dafür sein, daß sich die mit ihnen vergesellschaftete *tricolor*-Linie der Gattung *Exenterus* nur relativ wenig weiterentwickelt und insgesamt nur 3 Arten mit noch recht primitiven Ankerformen hervorgebracht hat (Abb. 5). Demgegenüber hat sich die auf den artenreicheren und ökologisch stärker diversifizierten Kiefern-Buschhornblattwespen schmarotzende *Exenterus*-Linie, ausgehend vom ursprünglichen *E. adspersus*-Typ, stärker entfalten können und vor allem hochspezialisierte Arten mit komplizierten Ankerstrukturen ausgebildet, wie sie durch die Angehörigen der *E. abruptorius*-Gruppe gekennzeichnet sind. Einem Vertreter dieser Entwicklungslinie (*E. ictericus*) ist darüber hinaus im Zuge der Evolution der Übergang von den ursprünglicheren Pinaceae auf die abgeleiteten Cupressaceae und damit die Erschließung eines neuen Wirtskreises, repräsentiert durch die beiden auf Wacholder lebenden *Monoctenus*-Arten der Unterfamilie Monocteninae, gelungen, so daß (wie Abb. 5 zeigt) insgesamt 6 von 9 europäischen Arten aus diesem Hauptast der Gattung *Exenterus* hervorgegangen sind.

Zusammenfassung

Die Eier der ektoparasitischen *Exenterus*-Arten (Ichneumonidae) werden in der Haut der Afterraupen von Buschhorn-Blattwespen (Diprionidae) verankert. Es werden 3 Ankertypen unterschieden und in Anlehnung an Mason (1967) abgebildet (Abb. 1). Die drei Typen entsprechen einer phylogenetischen Reihe, die mit primitiven, unipedicellaten Eiern beginnt und über Zwischenformen zu hochkomplizierten, zweistieligen Ankerapparaten führt. Anhand der Oocytenentwicklung von *E. vellicatus* wird nachgewiesen, daß der acephale Eistiel der primäre ist und der cephale sekundär erworben wurde (Abb. 2). Arten mit primitiven, einstieligen Ankern legen ihre Eier gezielt und eng lokalisiert an solchen Stellen der Wirtslarven ab, an denen sie nicht von den Mandibeln der Opfer erreicht werden können (Abb. 3). Höher evoluierte Arten mit tief in den Wirtskörper versenkten Eiern plazieren ihre Eier wahllos am Rumpf der Wirtslarven (Abb. 4). Arten mit ursprünglichen Ankern befallen sowohl fressende Altlarven als auch Einspinnlarven. Durch die Häutung vom letzten Larvenstadium zum Einspinnstadium können beträchtliche Eiverluste durch Abstreifen der Eier eintreten. Demgegenüber attackieren höher evoluierte *Exenterus*-Arten ausschließlich Einspinnstadien, welche auch keine Abwehrreaktionen mehr aufweisen. Da Einspinnlarven bald den Boden aufsuchen, ist dieses Stadium nur kurzzeitig angreifbar. Durch Ausbildung einer ausgeprägten Wirtsspezifität haben sich die stärker abgeleiteten *Exenterus*-Arten jedoch phänologisch und ökologisch eng an ihren jeweiligen Wirt angepaßt. Die drei bei den drei Fichten-Buschhornblattwespen schmarotzenden *Exenterus*-Arten repräsentieren eine relativ ursprüngliche, wenig differenzierte Entwicklungslinie. Demgegenüber ist die Entwicklung bei den auf Kiefern-Diprioniden parasitierenden Arten hinsichtlich Eiform und Eiablageverhalten weiter fortgeschritten; einer Art dieser Gruppe ist der Übergang auf an Cupressaceen (*Juniperus*) lebenden Diprionidae der Gattung *Monoctenus* gelungen (Abb. 5).

Literatur

Blum, M. S. (1981): Chemical defenses of arthropods. — Academic Press, New York, 562 pp.

Eichhorn, O. (1980): Autökologische Untersuchungen an Populationen der gemeinen Kiefern-Buschhornblattwespe *Diprion pini*: (L.), (Hym.: Diprionidae). V. Untersuchungen über larvenparasitische Tachinen, insbesondere über *Drino gilva* Htg. — Z. angew. Ent. 89: 455—470.

— (1981): Dito; VII. Zur Kenntnis der Kokonparasiten und *Exenterus*-Arten. — Z. angew. Ent. 92: 252—285.

Ghent, A. W. (1960): A study of the group-feeding behaviour of the larvae of the jack pine sawfly, *Neodiprion pratti banksianae* Roh. — Behaviour 16: 110—148.

Kasparyan, D. R. (1973): Ichneumonidae. Subfamilie Tryphoninae; Tribus Tryphonini. — Fauna USSR 3, Teil 106, 320 pp. (in Russisch).

Kerrich, G. J. (1952): A review, and a revision in greater part, of the Cteniscini of the old world (Hymenoptera: Ichneumonidae). — Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Ent. 2: 305—460.

Mason, W. R. M. (1967): Specialization in the egg structure of *Exenterus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) in relation to distribution and abundance. — Canad. Ent. 99: 375—384.

Prop, N. (1960): Protection against birds and parasites in some species of tenthredinid larvae. — Arch. Neerl. Zool. 13: 1—65.

Pschorn-Walcher, H. (1973): Die Parasiten der gesellig lebenden Kiefern-Buschhornblattwespen (Familie Diprionidae) als Beispiel für Koexistenz und Konkurrenz in multiplen Parasit-Wirt Komplexen. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., 66. Jahresvers.: 136—145.

— (1982): Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: Schwenke, W.: Die Forstschädlinge Europas, IV, Hautflügler und Zweiflügler. — P. Parey, Hamburg & Berlin, 4—234.

Zinnert, K.-D. (1969): Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera: Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). — Z. angew. Ent. 64: 180—217; 277—306.

Prof. Dr. Hubert Pschorn-Walcher, Lehrstuhl für Ökologie, Zoologisches Institut der Universität, Biozentrum, D-2300 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 87—93	Bonn, Juli 1987

Notes on *Dicrurus m. modestus* (Hartlaub) and remarks on the *modestus* and *adsimilis* groups of drongos

René de Naurois

Abstract. Life history notes on *Dicrurus m. modestus* are summarized. Comparisons of plumage and mensural characters (wing, tail, bill, tarsus) confirm that *modestus* is an intermediate form of *atactus* (Upper Guinea forest) and *coracinus* (Lower Guinea). However, a striking difference in the wing underside appears between the *modestus* group (including *modestus*, *atactus* and *coracinus*) and *D. adsimilis divaricatus*. Chapin (1954) had already noted that *divaricatus* and *coracinus* behave rather as distinct species than as subspecies. Further ecological studies are needed before the present taxonomic treatment can be modified.

Key words. Aves, Dicruridae, *Dicrurus modestus*, life history, taxonomy.

Introduction

Dicrurus m. modestus, confined to Principe Island in the Gulf of Guinea was discovered by Carl Weiss (who was collecting in Equatorial Africa for the Hamburg Museum) and described by Hartlaub in 1848. The first details on its general habits were published by M. Dohrn (1866) who spent about 6 months on the island in 1865—1866. A number of specimens were obtained between 1883 and 1895 by the Portuguese Francisco Newton for the Museum in Lisbon and in 1901 by the Italian Leonardo Fea. Unfortunately, these collectors left practically no fieldnotes (Bocage 1903, Salvadori 1903). In February 1909, Boyd Alexander spent about 10 days on Principe. Concerning the drongo, he wrote only a few remarks in his diary (Bannerman 1914). In 1928—1929, José Correia, commissioned by the American Museum of Natural History, worked in S. Tomé and Principe for 2 years and came back to New York with 31 skins; fortunately, he had noted the size of his specimens' gonads on the back of its labels. In 1949, D. Snow stayed on Principe for a month and published (1950) most valuable notes on the calls and habits of *Dicrurus modestus*.

First I will summarize the available data on ecology, habits, and breeding conditions of the bird, together with the observations I made in the course of half a dozen visits to Principe from 1970 to 1974. Then I will compare the morphology of the African drongos inhabiting Principe Island and various parts of the African continent (3 subspecies, *Dicrurus m. modestus*, *D. m. coracinus* and *D. m. atactus*) and deal with the relationship and taxonomic status between the *modestus* group of Principe Island and the continental *adsimilis* group.

Principe Island is situated between latitudes 1°30' and 1°42' and covers 139 km². It is thickly wooded with cocoa plantations, especially in the northern half. Coconut palms are cultivated in the south. The slopes of the central mountains (Pico 960 m) are covered with dense primary forest. There are two rainy seasons: from mid-January to the end of May or the beginning of June, and from the beginning of September to the end of November or the beginning of December. The long dry season (gravana) lasts from the end of the first rains to the end of August when heavy rains start abruptly. The short dry season (gravanito) with a lesser amount of precipitation lasts from mid-December to mid-January.

Distribution of *Dicrurus modestus*

Keulemans (1866) found *D. m. modestus* fairly abundant, often in pairs or groups of three to eight. These birds, he noted, behaved like tame birds, flying around the church at the edge of the village S. Antonio, often sitting on the cross at the tower top. In 1949, D. Snow (1951) found them still common. He noted their presence not only in the northern half of the island but also in the coconut plantations in the southern part. I myself met them in practically all types of vegetation: patches of primary forest below the altitude of 600 m, dense secondary forests, plantations, and also sparsely wooded clearings around isolated farms. Unfortunately, I was prevented from searching for them at higher altitudes in the central mountains. My impression was that the nominate race was no longer as abundant as it had been in the past and that it had become more wary. However, its wide presence suggests an extension of the ecological niche which embraces all possible habitats and, as we shall see later, a great variety of animal food.

General habits

The Principe drongo hunts insects in flight, as documented for all representatives of the genus. Occasionally, I saw it pouncing on insects from a branch only 4 or 5 m from the ground. As already noticed by Keulemans and Dohrn, it looked somewhat indolent, with less burst of speed, less impetus than its continental counterparts such as *D. adsimilis*. It appeared fond of perching, often in pairs, on defoliated branches at the tree tops and remaining motionless for long periods, as generally observed in all *Dicrurus* species.

Call

Keulemans described the call as "unmusical", more similar, he said, to the cry of a cat than to that of a bird, and unpleasantly impressive.

I heard this call only once in a patch of secondary forest at the altitude of 400 m. At first I was unable to imagine which sort of animal, hidden in the foliage above my head, could utter such a powerful and, at the same time, dissonant, nearly awful sound. Finally I discovered its producer, sitting on a high branch. I must insist on the nearly frightening "music" of this vocalization, which made me think that the vernacular name of the bird — a Feticeira, the witch — may well have been suggested by its most unpleasant cry.

Food

Keulemans saw the bird capturing grasshoppers. In dissected stomachs D. Snow found insects. J. Derron, who kindly analyzed various stomach contents obtained by myself, not only found Orthoptera but also Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera (with some pieces of bark).

Nest

Keulemans described the nest as a structure of interlocked thin twigs and rootlets, attached between the boughs of a tree. This is the wellknown type of a drongo nest as is found in continental Africa. In Principe Island, in spite of much searching, I did not discover any nests. The size and the colour of the eggs are still unknown.

Breeding Season

According to Dohrn (1866) and Keulemans (1866), *D. m. modestus* builds its nest in September, and the breeding season lasts until January. Judging from the size of the gonads and taking into account the stages of moulting, the timing of their breeding can be assessed. All available data are assembled in Tab. 1, confirming the information given by Dohrn and Keulemans. The egg-laying period obviously starts at the end of September or in early October and extends at least until the end of December (the middle of the short dry season).

Table 1. *Dicrurus m. modestus* — reproduction and moult data (the first two observations by Correia, the remaining by the author).

Date	Males	Females	Size of gonads	Moult	Breeding condition
Aug. 17—Sept. 25	14	16	small		
Sept. 27	2		enlarged		
Nov. 5		1	small (swelling)		
Nov. 6—7	3		enlarged		breeding condition
Dec. 17—18	2		greatly enlarged		breeding
	2		enlarged		breeding condition
		2	enlarged		breeding condition
		1	small		
		1			after laying (presumably mid-December)
Jan. 12		1	small		
March 3	1		small		
March 15	1		small	yes	
July 2		1	small	yes	

Relationship of *D. m. modestus* to *D. m. atactus* and *D. m. coracinus*

Excellent descriptions of drongos of western and equatorial Africa have been published by various authors (e. g. Mackworth-Praed & Grant 1973). It will be sufficient here to underline both the similarities and differences between the *modestus* form (restricted to Principe) and the forms inhabiting the dense forests in Upper Guinea (*atactus*) and Lower Guinea (*coracinus*).

All these drongos have red eyes (brown when immature), strong black bills, black legs, and progressively diverging outer rectrices. In younger birds the black shafts of the undertail coverts are more or less tipped with dirty white patches. The main critical characters for identification are: the colour of the mantle as contrasted with that of the head and nape; the colour and relative darkness of the flight feathers, especially the inner vanes, to be seen from below as well as from above; the dimensions and proportions.

Dicrurus m. coracinus: the back is black with a bluish tinge: velvet, not glossy; in strong and abrupt contrast with the dark crown and nape, which are bluish and glossy. Inner webs of quills blackish, with a brownish tinge on the upper side, a greyish glossy tinge on the under side. Underparts dull bluish black.
Dicrurus m. atactus: dark, glossy, blue all over, the back being a little darker, but not velvet. Inner webs of quills more brownish than in *coracinus*, the underside being very glossy as though it had been covered with oil!
Dicrurus m. modestus: dark blue all over: less glossy than *atactus*, slightly more glossy than *coracinus*. Back dull bluish black, but neither velvet nor glossy. Inner webs of quills dark grey with a brownish tinge, moderately glossy, more like those of *atactus*. Hence suggesting an intermediate insular form, as recognized by Vaurie (1949). Fork of the tail about 25 mm.

Dimensions

The larger size of *modestus* is well known. In order to obtain a comparative delineation of the three forms I measured series of specimens from the museums in Paris, Tring and Tervueren. The results, with ratios of tarsus and tails to wings, are presented in Tab. 2. They allow us to draw the following conclusions.

i — In all three forms the lengths of wing, tarsus, tail and bill are slightly shorter for females than for males.

ii — These same lengths and the ratios of tarsus and tail to wings are respectively the same for *coracinus* and *atactus*.

iii — *D. m. modestus* is larger (all lengths). Its tail is proportionately a little longer. Its bill is also slightly stronger: the ratio of mean bill length to mean wing length being 0,138 for ♂ and 0,135 for ♀, as against 0,12 for both sexes of *coracinus* and *atactus*, the ratio of bill length to tarsus length being 0,86 for ♂ and 0,84 for ♀ as against 0,75—0,775 for ♂ and ♀ in *coracinus*, *atactus* and *divaricatus*. This pecularity was to be expected for an insular form which is not only the unique representative of the genus but also has no closely related ecological counterpart.

Remarks on affinities and possible phylogeny

1 — Serle (1950, 1954, 1957) and Chapin (1954) already pointed out that *atactus* and *coracinus* are merging in their zone of sympatry (Brit. Cameroon). Examining the British Museum collection I could convince myself that several specimens from this region are difficult to assign either to *coracinus* or to *atactus*. They are less velvet black than *coracinus* and less uniformly metallic blue than *atactus*, resembling *modestus*. An attractive hypothesis would be that the isolated *modestus* is closer to the ancestral one — the "pro-drongo" — which produced the two subspecies inhabiting now the Upper and Lower Guinea forests.

2 — Comparing the insular *modestus* with its continental counterpart, *D. adsimilis divaricatus*, whose measurements are given for a few skins in Tab. 2, I noticed the striking difference in the coloration of flight feathers and their inner webs, especially on their underparts: they are brown — instead of black or greyish black; and they are much brighter than either those of *coracinus* or those (as far as I could ascertain)

Table 2. Measurements (in mm) and indices of various dimensions of *Dicrurus* spp.; sample sizes and means in parentheses; W = wing, B = bill from nostrils, T = tarsus, Q = tail.

	Males	Females
Dicrurus modestus modestus		
W	(14) : 131—145 (138)	(11) : 132—139 (133,5)
B	(4) : 17,5—19 (18,5)	(4) : 17,5—19 (18,5)
T	(11) : 20,5—24 (21,5)	(6) : 20—23,5 (22)
Q	(11) : 115,5—134,5 (125)	(11) : 116,5—127 (121,5)
T/W	(10) : 0,15—0,17 (0,16)	(6) : 0,15—0,18 (0,16)
Q/W	(13) : 0,835—0,975 (0,905)	(11) : 0,88—0,95 (0,91)
B/W	(4) : 0,134	(4) : 0,138
B/T	(4) : 0,86	(4) : 0,84
Dicrurus modestus coracinus		
W	(18) : 120—135 (128)	(12) : 122—130 (126)
B	(11) : 14—17 (15,5)	(12) : 14—16 (15,2)
T	(19) : 18—22 (20)	(11) : 19—22,5 (20)
Q	(17) : 102—117 (110)	(12) : 105—113,5 (109)
T/W	(18) : 0,145—0,175 (0,16)	(11) : 0,15—0,18 (0,16)
Q/W	(17) : 0,785—0,915 (0,86)	(12) : 0,84—0,915 (0,87)
B/W	(11) : 0,121	(12) : 0,120
B/T	(11) : 0,775	(12) : 0,76
Dicrurus modestus atactus		
W	(12) : 120—138 (128)	(8) : 120—132 (125)
B	(9) : 11,5—17 (15,5)	(9) : 14—16 (15,0)
T	(11) : 20—21 (20,5)	(9) : 19—20,5 (20)
Q	(11) : 104—116 (110)	(9) : 103—114 (107)
T/W	(11) : 0,15—0,175 (0,16)	(8) : 0,15—0,165 (0,16)
Q/W	(11) : 0,82—0,90 (0,855)	(8) : 0,83—0,925 (0,86)
B/W	(9) : 0,121	(8) : 0,120
B/T	(9) : 0,755	(8) : 0,75
Dicrurus adsimilis divaricatus		
W	(3) : 123—132 (127)	(3) : 119—129 (125)
B	(3) : 14,5—17 (15,2)	(2) : 15, 16
T	(3) : 18,5—21 (20)	(3) : 19—21 (20)
Q	(3) : 112—122 (115)	(3) : 102—109,5 (107)
T/W	(3) : 0,14—0,165 (0,15)	(3) : 0,155—0,165 (0,16)
Q/W	(3) : 0,88—0,925 (0,905)	(3) : 0,84—0,87 (0,855)
B/W	(3) : 0,124	(2) : 0,120
B/T	(3) : 0,76	(2) : 0,775

of *atactus*: a feature exhibited when the birds flap their wings; and a character more important in the field than the lesser tail depth in *D. a. divaricatus.*

The comments of Chapin (1954 p. 10): ". . . This very distinct race *coracinus* . . . in Uganda and Kavirondo . . . overlaps in range with *D. a. adsimilis*, the bird of more open savannas, and is not known to interbreed with it. The Upper Guinea race, *atactus*, may well be considered as a hybrid population, and occasional intermediates, indistinguishable from *atactus*, have been collected in northern Angola, the region of Ruzizi valley and near the Uelle river. In the main, however, *coracinus* behaves in the Congo like a distinct species. It seldom invades the lower levels of the rain forest but is fond of the largest trees about the edges of the clearings, dominating the second growth . . . In the Uelle district *coracinus* and *divaricatus* look and act more like different species than like races . . ." were an incitement for me for retaining the ancient nomenclature — *Dicrurus modestus* ssp. and *D. adsimilis* ssp. — until ecological conditions, behaviour and morphologies in the overlapping zones will be better understood[1]).

The wing colorations of the two drongo groups give raise to several questions. What is the signal function of the underwing coloration of *D. a. divaricatus*? Are there true mixed populations along the edges of the rain forest within the partly deforested, narrow transition zones where *coracinus* and *atactus* come into contact with *adsimilis*? Is there a clinal sequence of coloration patterns? In this case we have to accept the taxonomic treatment adopted by Vaurie (1949, 1962): only one species *D. adsimilis*, with three subspecies — instead of two species: *adsimilis* and *modestus*.

Zusammenfassung

Der Drongo *Dicrurus modestus* wurde zwischen 1970 und 1974 auf der Insel Principe beobachtet. Eigene und in der Literatur vorhandene Beobachtungen zur Naturgeschichte der Art werden zusammengestellt. Ein Vergleich von Gefiedermerkmalen und Körpermaßen zeigt, daß die Form *modestus* zwischen den auf dem afrikanischen Festland vorkommenden *atactus* und *coracinus* vermittelt. Eine deutliche Differenz in der Färbung der Flügelunterseite besteht aber zwischen der *modestus* Gruppe (*modestus*, *atactus* und *coracinus*) und *D. adsimilis divaricatus*. Bereits Chapin (1954) notierte, daß sich *coracinus* und *divaricatus* eher wie Arten denn wie Unterarten verhalten. Weitere ökologische Studien sind notwendig, um dieses taxonomische Problem zu lösen.

References

Bannerman, D. A. (1914): Report on the birds collected by the late Mr. Boyd Alexander. Part I. The birds of Prince's Island. — Ibis: 596—631.

Bocage, J. V. Barboza du (1903): Contribution à la faune des Quatre Iles du Golfe de Guinée. — Jorn. Sci. math. phys. nat. Lisboa (2) 7: 25—56, 65—97.

Chapin, J. (1954): The birds of the Belgian Congo, Part IV. — Bull. Am. Mus. nat. Hist., 809 p.

Dohrn, H. (1866): Synopsis of the birds of Ilha do Principe, with some remarks on their habits and description of new species. — Proc. zool. Soc. London: 324—332.

Hartlaub, G. (1849): Description de cinq nouvelles espèces d'oiseaux de l'Afrique Occidentale. — Rev. et Mag. de Zool., oct., 2ème série, Tome 1er: 494—497.

Keulemans, J. G. (1866): Opmerkens over de Vogels van de Kaap-Verdische Eilanden en van Prins-Eiland. — Nederl. Tijdschrift van de Dierkunde, Amsterdam: 363—401.

Mackworth-Praed, C. W., & C. H. B. Grant (1973): Birds of West Central and Western Africa. — African Handbook of Birds, Ser. III, Vol. III, London, Longman.

Meise, W. (1968): Zur Speziation afrikanischer, besonders angolesischer Singvögel der Gattungen *Terpsiphone*, *Dicrurus* und *Malaconotus*. — Zool. Beitr. 14: 60 p.

Salvadori, T. (1903): Contribuzioni alla Ornithologia delle Isole del Golfo di Guinea, Ucelle di S. Tomé e di Principe. — Memorie Accad. Sci. Torino, ser. IIA, 53: 17—45.

---

1) Also see Meise (1968 p. 46—49): „Heute ist er (*D. a. divaricatus*) . . . auf so weitem Gebiete . . . in gleichen Distrikten wie *modestus* (*D. modestus coracinus*) gefunden worden . . ., daß man die Bemerkung Chapins . . . (1954: 10) am liebsten noch erweitern möchte. Daher halte ich auch beide Arten . . . getrennt . . ."

Serle, W. (1950): A contribution to the ornithology of the British Cameroons. — Ibis 92: 343—376, 602—638.
— (1954): A second contribution to the ornithology of the British Cameroons. — Ibis 96: 47—80.
— (1957): A contribution to the ornithology of the eastern region of Nigeria. — Ibis 99: 371—418, 628—685.
Snow, D. (1950): The birds of Sao Tomé and Principe in the Gulf of Guinea. — Ibis 92: 579—595.
Vaurie, C. (1949): A revision of the bird family Dicruridae. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 93: 199—342.
— (1962): Family Dicruridae, in: Peters check-list of birds of the world, ed. E. Mayr & J. C. Greenway, Jr., Vol. 15. — Mus. Comp. Zool., Cambridge.

Dr. René de Naurois, 2 Allée des Daims, 91880 Brunoy, France.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 95—105	Bonn, Juli 1987

Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799)

Ursula Röttger

Abstract. The width of the molar enamel bands was determined in 15 populations of *Arvicola* with regard to its geographic and interspecific variation. The enamel band width was taken at two defined measuring points on M^3 and M_1; the values were then standardized to a skull length of 35 mm Cbl. Results show that in *Arvicola terrestris* the values for the enamel band width on the luff side (facing the chewing direction) decrease from western Europe to Iran, and that the values for the lee side increase in the same direction. Accordingly the quotient of the lee and luff side values of the enamel band width on M_1 increases from western Europe to Iran. This quotient has formerly been taken as a character to distinguish between the Pleistocene *Arvicola cantiana* and its recent successor *A. terrestris* in central Europe. However, values formerly regarded as typical for *cantiana* were also found in recent *A. terrestris* from Asia. *Arvicola sapidus* also corresponds to *A. cantiana* and to Asian *A. terrestris* with regard to the enamel band width, but is otherwhise well distinguished.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Arvicola*, molar enamel band width, geographic variation, interspecific variation, Europe, Asia.

Einleitung

In verschiedenen Evolutionsreihen von Wühlmäusen ist eine zunehmende Differenzierung des Schmelzes der Molaren zu beobachten. Neben unterschiedlicher Struktur äußert sich dies oft auch in unterschiedlicher Dicke, die der Lage zur Kaurichtung angepaßt ist. So ist bei Schermäusen (*Arvicola*) im mittleren Pleistozän der Schmelz leeseitig breiter als luvseitig, wogegen nach bisheriger Kenntnis das Umgekehrte für rezente Schermäuse galt (von Koenigswald 1980; Heinrich 1978). In Luv liegen die Vorderkanten, in Lee die Hinterkanten der Dentindreiecke, auf die Kaurichtung bezogen (Abb. 2). Nach Heinrich (1978) hat sich das Breitenverhältnis vom Schmelz beider Seiten allmählich geändert. Er benutzt es zur Abgrenzung von *A. cantiana* gegenüber ihrer Folgeart *A. terrestris*.

Nun hat Kratochvíl (1981) darauf hingewiesen, daß in einer Schweizer Population von *A. terrestris* ähnliche Breitenverhältnisse im Schmelz vorliegen wie bei der fossilen *A. cantiana*. Diese Beobachtung war Anlaß zur vorliegenden Arbeit, in der systematisch in verschiedenen Populationen und beiden rezenten Arten von *Arvicola* das Breitenverhältnis zwischen Luv- und Leeseite der Molaren bestimmt werden soll, um die Frage zu klären, ob es sich bei den rezenten Formen um ein konstantes, oder zwischen Arten und Populationen variables Merkmal handelt. Dabei ist auch zu prüfen, wie weit das Alter, der Ökotyp und die innerhalb *Arvicola* sehr variable Gesamtgröße die Schmelzbandbreiten beeinflussen.

Der vorliegende Artikel stellt die gekürzte Form einer Dissertation (Röttger 1986) dar, der detailliertere Angaben entnommen werden können.

Tabelle 1: Herkunft, Unterart, Stichprobenumfang (n) und Condylobasallänge ($\bar{x}$ = Mittelwerte in Millimetern) der untersuchten *Arvicola*. Die Unterart-Namen sind den Sammlungsetiketten entnommen oder, falls Sammlungsangaben fehlten, an der Verteilung der Typus-Fundorte orientiert (Reichstein 1982). * = Unterartzuordnung zu *scherman* oder *exitus* unsicher.

Herkunft	Unterart	n	$\bar{x}$
A. terrestris			
Großbritannien (Shropshire)	*amphibius*	19	39,3
Norddeutschland (Jork, Glückstadt)	*terrestris*	35	35,0
Westdeutschland (Bonn)	*scherman*	54	32,6
Westdeutschland (Trier)	*scherman*	11	32,4
Ostfrankreich (Sombacour)	*scherman* *	16	33,2
Schweiz (Interlaken)	*exitus* *	33	33,1
Liechtenstein	*exitus*	8	31,0
Ungarn (Fehétrô)	*scherman*	4	34,1
Norditalien (Turin)	*italicus*	13	38,2
Süditalien (Camigliatello)	*musignani*	7	32,6
Türkei (Tatvan)	*persicus*	5	35,4
Persien	*persicus*	3	36,6
Nordspanien (Reinosa)	*monticola*	12	33,1
A. sapidus			
Westspanien (Salamanca)	*sapidus*	31	40,9
Nordspanien (Villarréal de Alava)	*sapidus*	4	39,0

Material und Methoden

Der Untersuchung liegen 206 Schädel aus Sammlungen[1]) sowie 49 Ober- und 102 Unterkiefer aus Gewöllfunden zugrunde, die aus 13 Populationen von *Arvicola terrestris* und zwei Fundorten von *A. sapidus* stammen (Tab. 1). Die Lage der Orte ergibt sich aus Abb. 1.

Gemessen wurden die Condylobasallänge, bei Gewöllematerial auch die Mandibellänge, zur Schätzung des Lebensalters (Reichstein 1982); Meßweise wie in Niethammer & Krapp (1978). Die Schmelzbandbreite wurde auf der Luv- und Leeseite am oberen rechten dritten (M^3) und unteren linken ersten Molaren (M_1) an den durch Abb. 2 definierten Stellen bestimmt. Zur Vermessung der Schmelzbandbreiten wurde eine Meßstrichplatte im Okular eines Stereomikroskops mit 40facher Vergrößerung, bei den im Senckenberg-Museum in Frankfurt vermessenen Exemplaren mit ca. 50facher Vergrößerung verwendet. Jede Breitenmessung wurde dreimal an verschiedenen Tagen durchgeführt.

Unterschiede zwischen Mittelwerten wurden mit dem t-Test geprüft, dessen Ergebnis nach Sachs (1978, Tab. 27, S. 111) auf seine Signifikanz untersucht wurde.

Um die Schmelzbandbreiten unterschiedlich großwüchsiger Populationen vergleichen zu können, wurden sie nach Landry (1957) auf einen Schädel der Condylobasallänge von 35 mm bezogen:

$$\mathrm{Sb}\ (35) = \frac{35}{\mathrm{Cbl}_x} \times \mathrm{Sb}_x$$

(Sb = Schmelzbandbreite, Sb (35) = Schmelzbandbreite bezogen auf 35 mm Cbl; der Index x bezieht sich auf die betrachtete Population x. Alle Maße in mm).

---

[1]) British Museum (Natural History), London; Museo civico di storia naturale, Verona; Museum Alexander Koenig, Bonn; Senckenberg-Museum Frankfurt; Coll. H. Gemmeke, Münster; Coll. J. Niethammer, Bonn.

Ferner wurde der Schmelzband-Differenzierungs-Quotient (SDQ) nach Heinrich (1978) ermittelt:

$$\mathrm{SDQ} = \frac{\mathrm{Sb\ (hinten)}}{\mathrm{Sb\ (vorn)}} \times 100$$

Weiterhin wurden die Zahnlänge und -höhe von 30 Ober- und 57 Unterkiefern eines Gewöllefundes aus der Bonner Population an den ersten und dritten Molaren bei den durch Abb. 3 definierten Stellen bestimmt. Zur Untersuchung der Beziehung zwischen Schädel- beziehungsweise Mandibellänge und der Zahnlänge sowie Zahnhöhe wurden Regressions- und Korrelationsanalysen (Reichstein 1963) vorgenommen.

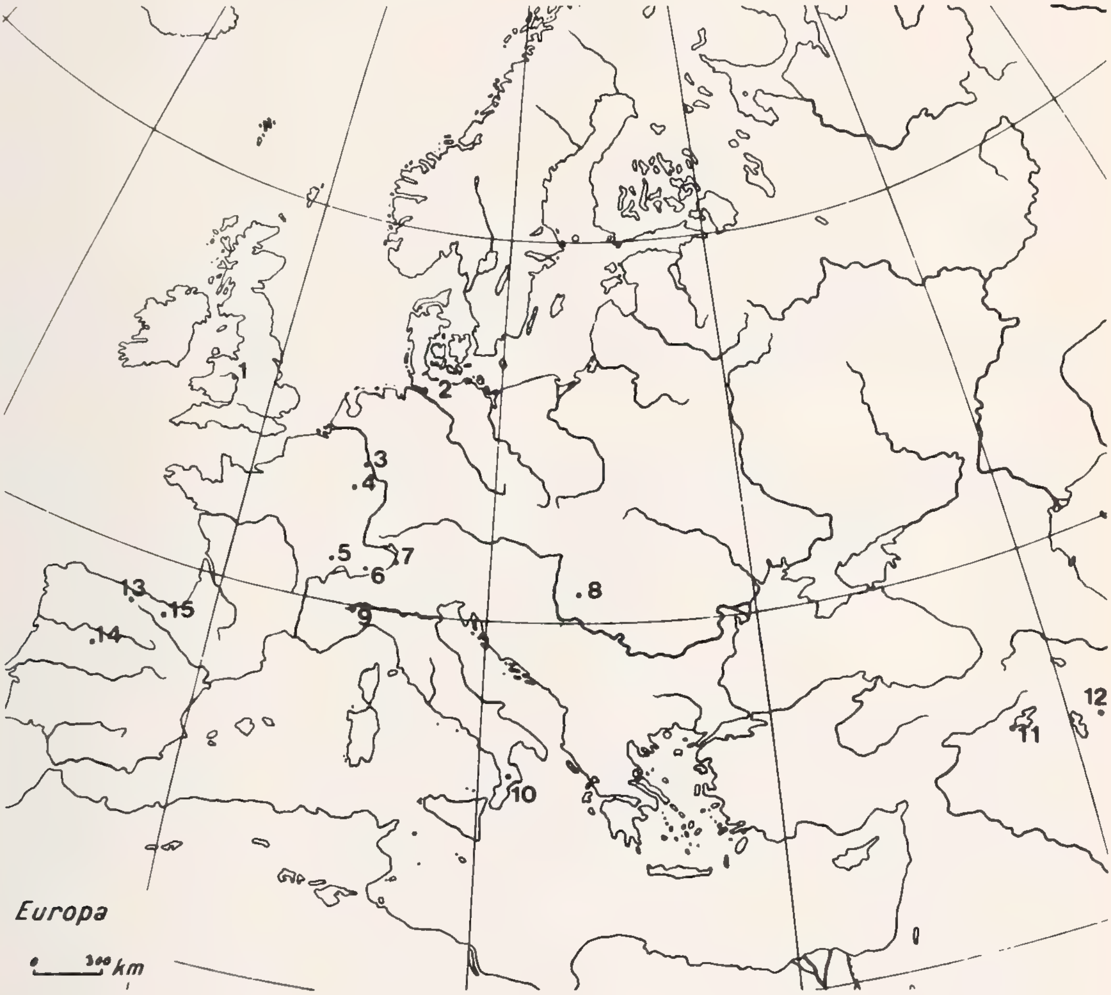


Abb. 1: Geographische Verteilung der untersuchten Populationen von *Arvicola*. 1. Shropshire, Shrawardine (Großbritannien), 2. Jork und Glückstadt (Norddeutschland), 3. Bonn (Deutschland), 4. Trier (Deutschland), 5. Sombacour (Ostfrankreich), 6. Interlaken (Schweiz), 7. Liechtenstein, 8. Fehétrô (Ungarn), 9. Leini bei Turin (Norditalien), 10. Camigliatello (Süditalien), 11. Tatvan (Türkei), 12. Nordwestpersien, 13. Reinosa (Nordspanien), 14. Salamanca (Westspanien), 15. Villarréal de Alava (Nordspanien).

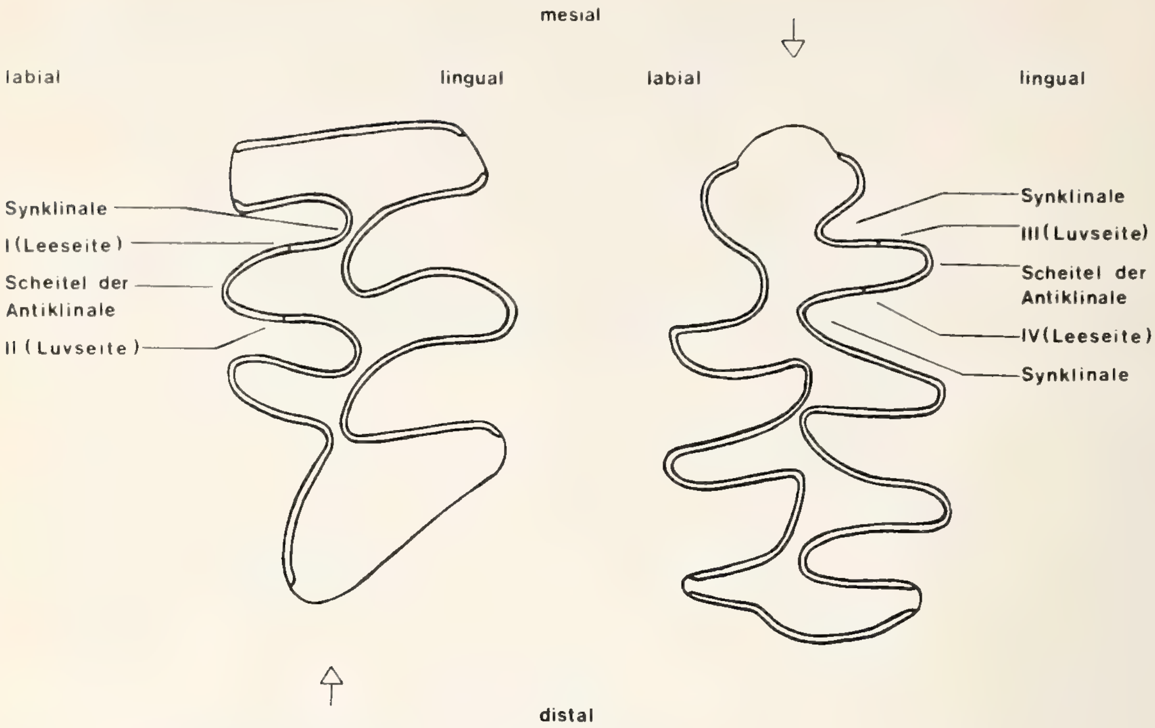

mesial
labial
lingual
labial
lingual
Synklinale
I (Leeseite)
Scheitel der Antiklinale
II (Luvseite)
Synklinale
III (Luvseite)
Scheitel der Antiklinale
IV (Leeseite)
Synklinale
distal

Abb. 2: Meßorte zur Bestimmung der Schmelzbandbreite an dem rechten M^3 (Meßpunkte I und II) und dem linken M_1 (Meßpunkte III und IV) von *Arvicola*. Die Pfeile weisen in Kaurichtung.

Tabelle 2: Schmelzbandbreiten von *Arvicola* an definierten Meßpunkten von M^3 und M_1 (vgl. Abb. 2), umgerechnet nach Landry auf 35 mm Condylobasallänge, und Schmelzband-Differenzierungs-Quotienten SDQ (Heinrich 1978).

	Schmelzbandbreiten (µm)				SDQ	
Herkunft	M^3		M_1		M^3	M_1
	Lee	Luv	Luv	Lee		
A. terrestris						
Großbritannien (Shropshire)	47	67	81	59	141,5	72,5
Norddeutschland (Jork, Glückstadt)	47	63	74	55	134,0	74,3
Westdeutschland (Bonn)	54	70	69	54	130,0	78,1
Westdeutschland (Trier)	55	72	76	57	131,4	75,7
Ostfrankreich (Sombacour)	48	67	74	48	139,1	65,7
Schweiz (Interlaken)	53	76	81	56	144,0	68,8
Liechtenstein	51	68	76	54	133,3	71,6
Ungarn (Fehétrô)	50	53	66	62	106,1	93,8
Norditalien (Turin)	61	66	79	74	107,5	94,2
Süditalien (Camigliatello)	57	54	67	66	94,3	98,4
Türkei (Tatvan)	65	49	56	71	75,8	124,6
Persien	79	54	61	82	67,5	134,4
Nordspanien (Reinosa)	50	73	79	58	146,8	73,3
A. sapidus						
Westspanien (Salamanca)	69	58	65	78	84,0	119,7
Nordspanien (Villarréal de Alava)	68	57	65	78	82,9	120,8

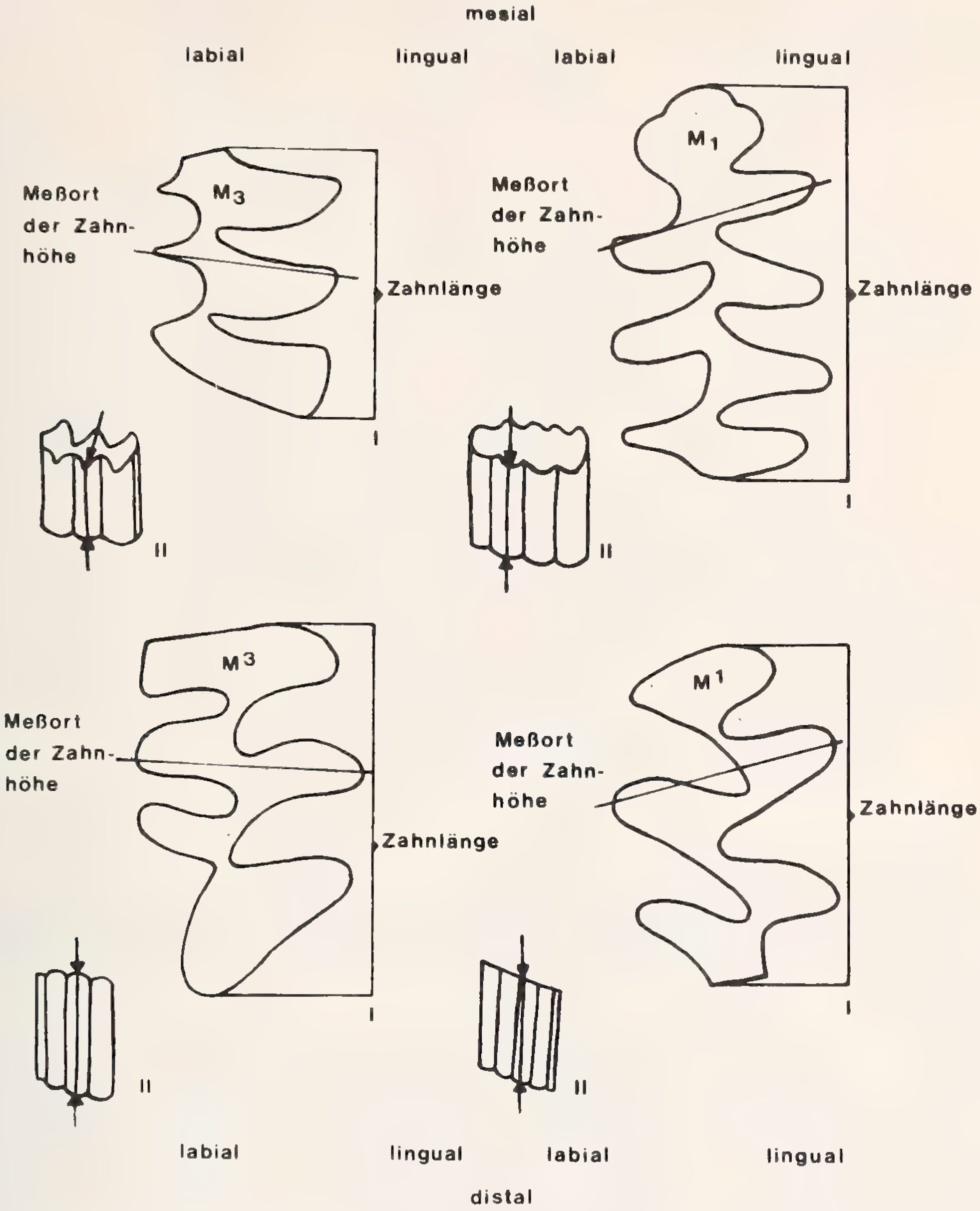

mesial
labial
lingual
labial
lingual
M3
Meßort der Zahnhöhe
Zahnlänge
I
II
M1
Meßort der Zahnhöhe
Zahnlänge
I
II
M3
Meßort der Zahnhöhe
Zahnlänge
I
II
M1
Meßort der Zahnhöhe
Zahnlänge
I
II
labial
lingual
labial
lingual
distal

Abb. 3: Meßstrecken der Zahnlänge und Zahnhöhe an dem unteren linken M_3, dem unteren linken M_1, dem oberen rechten M^3 und dem oberen rechten M^1; I von okklusal, II von labial.

Ergebnisse

Schädellänge

Die Größe entspricht in ihrer geographischen Verteilung und im Vergleich der beiden Arten weitgehend den Angaben in der Literatur (Reichstein 1982). Als Ergänzung ist hervorzuheben, daß süditalienische Schermäuse mit nur 32,6 mm Condylobasallänge viel kleiner sind als norditalienische.

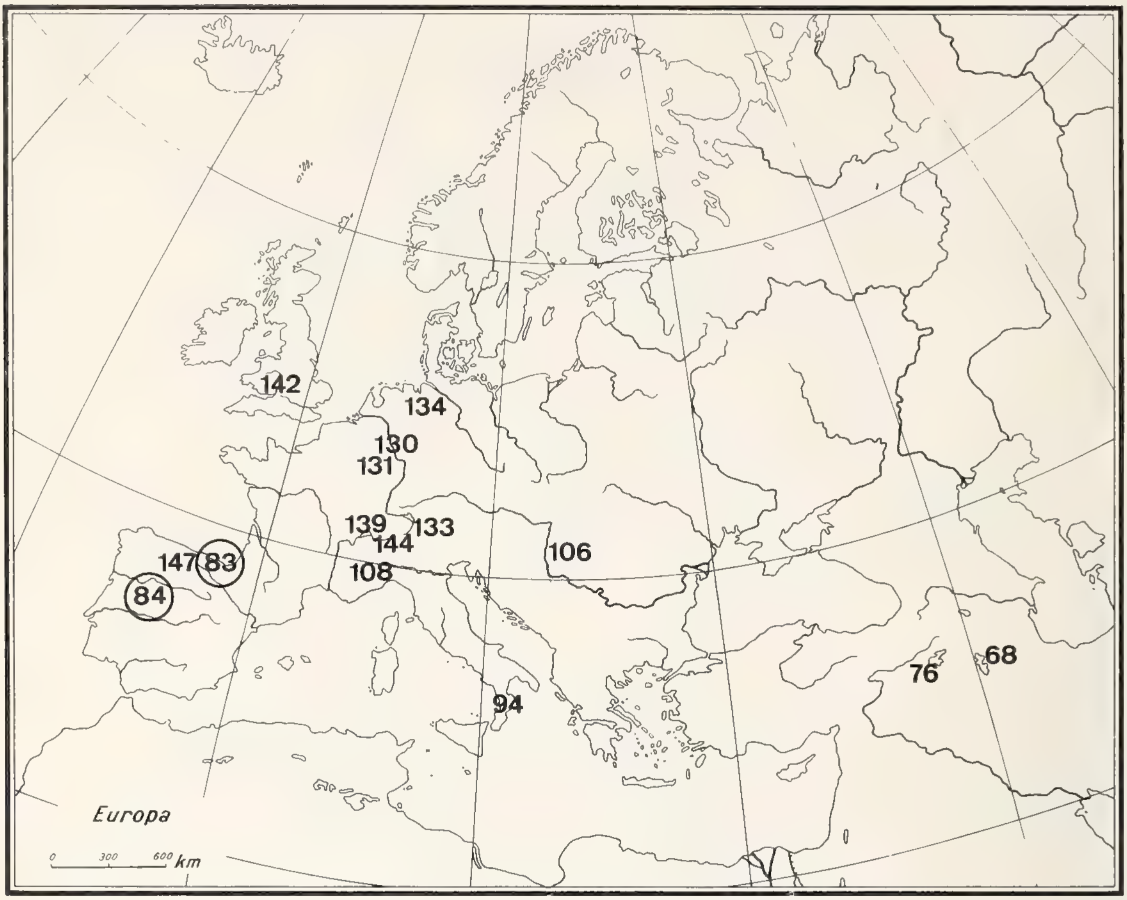


Abb. 4: Geographische Verteilung der SDQ-Werte bei *Arvicola* für die M^3, s. Tab. 2. Die Werte wurden auf ganze Zahlen aufgerundet. Die umrandeten Ziffern beziehen sich auf *Arvicola sapidus*, die übrigen auf *A. terrestris.*

Zahnlänge/Zahnhöhe und Schädel- bzw. Unterkieferlänge

Zwischen der Schädellänge beziehungsweise Mandibellänge und der Zahnlänge sowie der Zahnhöhe der ersten und dritten Molaren besteht eine positive Korrelation. Daraus ist zu schließen, daß mit zunehmender Schädelgröße und damit vorwiegend mit steigendem Alter auch Zahnlänge und Zahnhöhe zunehmen.

Schmelzdicke und Schädel- bzw. Unterkieferlänge

Es wurde eine positive Korrelation zwischen der Mandibellänge und der Schmelzbandbreite der unteren ersten Molaren, aber keine Korrelation zwischen der Schädellänge und der Schmelzdicke der oberen dritten Molaren nachgewiesen. Daraus folgt, daß mit zunehmendem Alter die Schmelzbänder der unteren Molaren breiter werden, die Schmelzbreiten der oberen Molaren aber nicht gleichsinnig zunehmen.

Schmelzdicke und Zahnlänge, Zahnhöhe

Die Korrelationsanalyse zeigt eine lineare Abhängigkeit zwischen der luvseitigen Schmelzdicke der unteren ersten Molaren und der Zahnlänge und Zahnhöhe, woraus

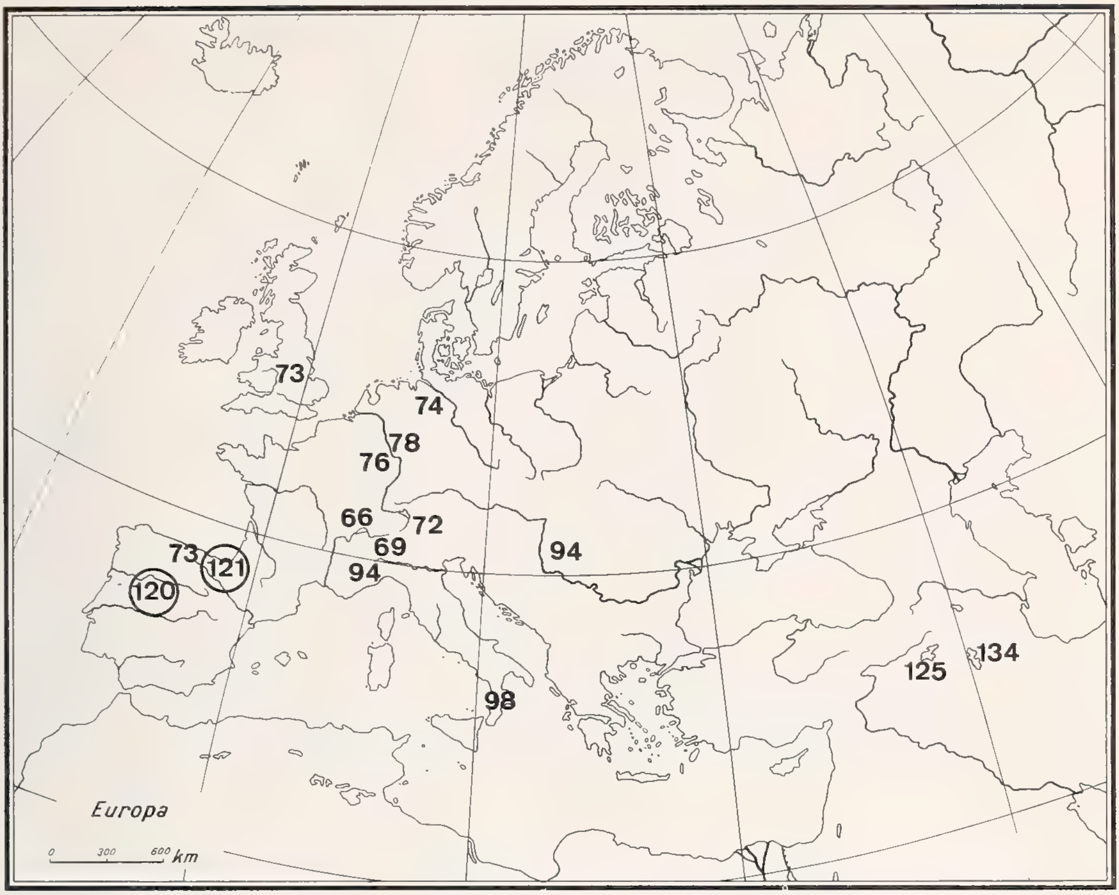


Abb. 5: Geographische Verteilung der SDQ-Werte bei *Arvicola* für die M₁, s. Tab. 2. Weitere Erklärungen wie in Abb. 4.

geschlossen werden kann, daß mit zunehmendem Alter die luvseitige Schmelzdicke im Gegensatz zu den übrigen Schmelzdicken breiter wird. Daraus ergibt sich außerdem, daß Jungtiere einen im Verhältnis zur Leeseite dünneren luvseitigen Schmelz besitzen als adulte. Aus diesem Grund habe ich aus der weiteren Analyse jüngere Individuen ausgeschlossen.

Schmelzdicke und Geschlecht

Für *Arvicola terrestris* von Interlaken (Schweiz) und für *Arvicola sapidus* aus Westspanien wurde nachgeprüft, ob in den Schmelzbändern ein Sexualdimorphismus besteht. Die Unterschiede zwischen den Geschlechtern waren jedoch nicht signifikant.

Schmelzdicke und Taxonomie

Die normierten Schmelzdicken sind an den längeren M_1 jeweils etwas größer als an den entsprechenden Stellen der M^3. Innerhalb der Unterarten von *Arvicola terrestris* sind die leeseitigen Schmelzbandbreiten am größten bei *Arvicola terrestris persicus* und *A. t. italicus* (61—82 µm) und schmal bei den britischen, norddeutschen, mitteleuropäischen und nordspanischen Schermäusen (47—62 µm). Die luvseitigen Schmelzbänder sind bei den schweizerischen und nordspanischen Molaren (73—81 µm), teilweise auch bei den britischen und norditalienischen Stichproben (66—81 µm) am breitesten. Die kleinsten Werte besitzen die asiatischen, süditalienischen und ungarischen Schermäuse (49—67 µm). Zusammenfassend kann hervorgehoben werden, daß die leeseitigen Bänder bei *A. terrestris* in Mitteleuropa dünn sind, die luvseitigen dick. Nach Südosten fortschreitend ändern sich die Breitenverhältnisse kontinuierlich und kehren sich schließlich um. Das Extrem ist im Iran erreicht.

Arvicola sapidus hat ähnlich dicke Schmelzbänder wie die vorderasiatischen *terrestris*, d. h. große leeseitige (68—78 µm) und kleine luvseitige Schmelzbreiten (57—65 µm).

Der geschilderte geographische Trend innerhalb *A. terrestris* wird besonders deutlich, wenn man die Heinrich-Indices (SDQ in Tab. 2, Abb. 4, 5) vergleicht. Sie nehmen für M^3 von ca. 130—140 % in Mitteleuropa auf etwa 70 % in Vorderasien ab und liegen in Spanien für *A. sapidus* bei ca. 80 %. Für den M_1 steigen sie innerhalb von *A. terrestris* in der gleichen Richtung von etwa 70—80 % in Mitteleuropa auf 130 % in Vorderasien und betragen bei *A. sapidus* etwa 120 %. Die geographisch intermediären Schermäuse aus Ungarn und Italien sind auch in ihren Indices (90—110 %) intermediär und belegen, daß sich innerhalb von *A. terrestris* die Schmelzdickenverhältnisse geographisch klinal in ähnlicher Weise von Vorderasien nach Westeuropa ändern, wie dies zeitlich vom Mittelpleistozän bis zur Gegenwart beobachtet wurde. *Arvicola sapidus* und die asiatischen *A. terrestris* sind dabei auf dem ursprünglichen Zustand stehengeblieben, die westeuropäischen *A. terrestris* haben sich von ihm am weitesten ent-

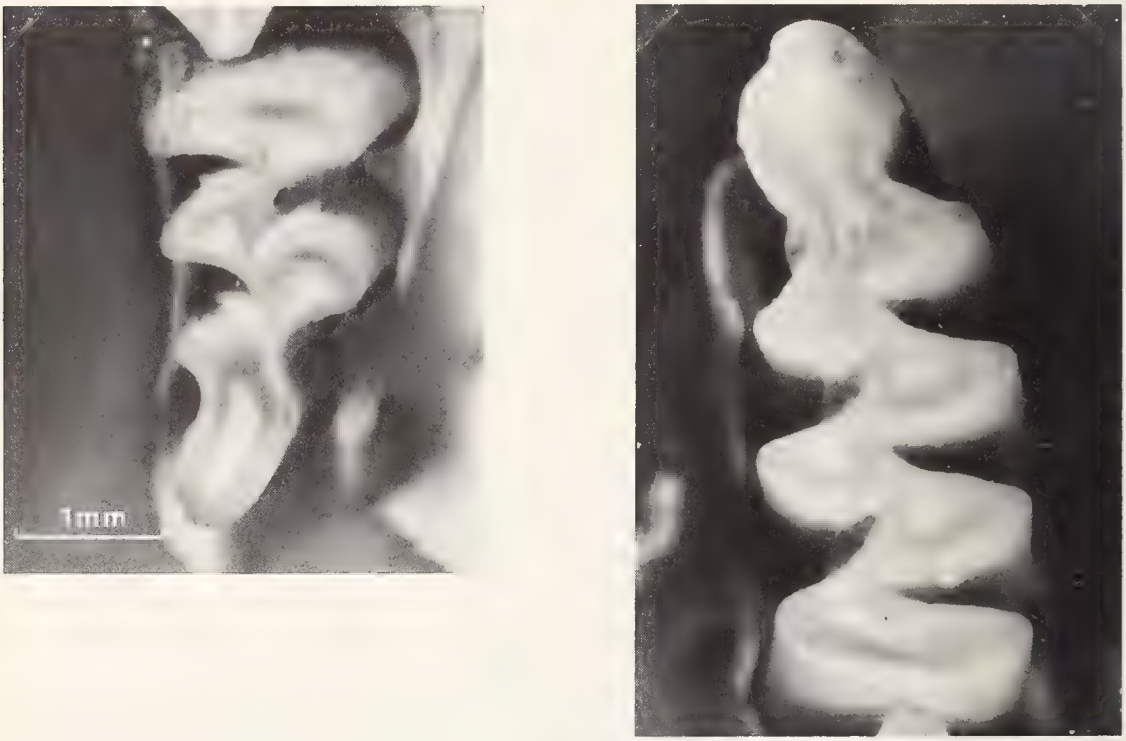


Abb. 6: Oberer rechter dritter und unterer linker erster Molar einer britischen *Arvicola terrestris* aus Shropshire.

fernt, die italienischen und ungarischen Schermäuse stellen einen intermediären Entwicklungszustand dar.

Diskussion

Um die Schmelzbandbreiten unabhängig von der Condylobasallänge vergleichen zu können, mußte diese zunächst für jede Population bestimmt werden. Dabei kam es auf den für die Population charakteristischen Wert an, als den ich den Mittelwert für die Adulten angesehen habe. Seine Zuverlässigkeit ist durch den wechselnden Umfang der Serien, unterschiedliche Fangzeiten und die richtige Abgrenzung erwachsener Individuen begrenzt. Dagegen spielt meinen Ergebnissen zufolge die Größe beziehungsweise das Alter sowie unterschiedliche Geschlechtszusammensetzung beim Vergleich der Dickenindices keine entscheidende Rolle. Meine Mittelwerte der Condylobasallänge sind etwas kleiner als die bei Reichstein (1963, 1982) ermittelten. Das könnte an einer unterschiedlichen Definition dieser Meßstrecke liegen. Die Größenbeziehungen zwischen den Arten und Populationen, die ich gefunden habe, stimmen dagegen mit den Angaben Reichsteins weitgehend überein.

Die auf eine einheitliche Größe normierten Schmelzdicken nach Landry (1957) setzen eine lineare Beziehung zwischen Schmelzbandbreiten und Schädellängen voraus, die aber nur in grober Näherung gelten dürfte. Dennoch vermitteln sie eine Vorstellung davon, welche Dicken sich bei einer Index-Verschiebung geändert haben. Sie zeigen zum Beispiel für die ähnlich großen *Arvicola terrestris* aus England und *A. sapidus*

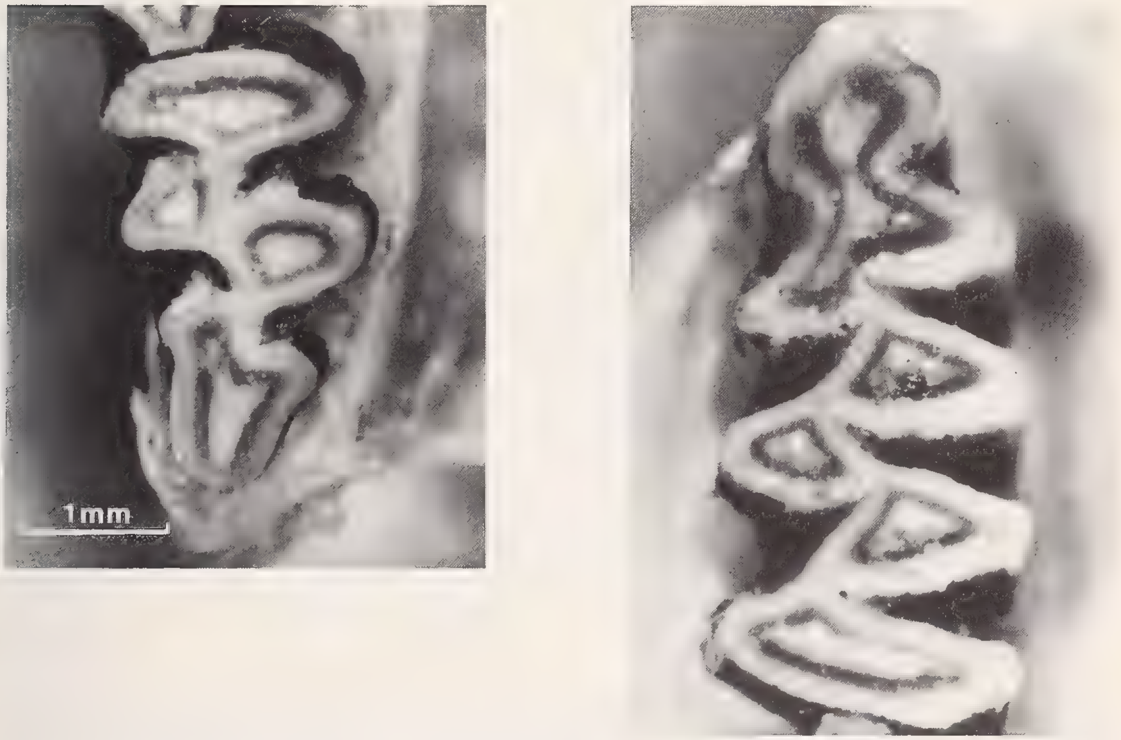


Abb. 7: Oberer rechter dritter und unterer linker erster Molar einer westspanischen *Arvicola sapidus* aus Salamanca.

aus Spanien, die sich in den Breitenindices stark unterscheiden, daß die Schmelzdicken beider Seiten, in Luv und in Lee, verschoben worden sind (Abb. 6, 7). Der Schmelzband-Differenzierungs-Quotient (SDQ) ist nach Heinrich (1978) für M_1 bei der rezenten *Arvicola terrestris* kleiner als 100 %, bei der fossilen *A. cantiana* größer als 100 %. Nach der vorliegenden Untersuchung ist diese Aussage auf europäische *A. terrestris* zu begrenzen, und zumindest die vorderasiatischen Schermäuse sind davon auszunehmen. Gegen die Möglichkeit, daß es sich bei den Vorderasiaten um eine von *A. terrestris* verschiedene Art handelt, sprechen die intermediären Populationen in Italien und Ungarn. Die Verteilung führt zu der Annahme, daß sich innerhalb von *Arvicola terrestris* die mittel- und westeuropäischen Schermäuse gewandelt, die vorderasiatischen dagegen einen ursprünglicheren Evolutionszustand konserviert haben. Möglicherweise steht dieser Unterschied mit dem unterschiedlich ausgeprägten Klimawandel im Pleistozän in den beiden Gebieten in Einklang. In Mitteleuropa führte der Wechsel von Kalt- und Warmzeiten zu einem entsprechend drastischen Faunenwandel. In Vorderasien, besonders gut durch Tchernov (1975) für die Nagerfauna Israels dokumentiert, waren die Temperaturen offenbar viel ausgeglichener.

Die *cantiana*-Ausprägung bei *Arvicola sapidus*, deren rezente Verbreitung ungefähr mit dem kaltzeitlichen Refugium von *A. terrestris* in Südwesteuropa übereinstimmen dürfte, weist auf eine gleiche Korrelation: Die postglazial von *Arvicola* neu besiedelten Arealteile in Mittel- und Westeuropa wurden von einer morphologisch veränderten Form besetzt. Der phylogenetisch ältere Zustand blieb in solchen Gebieten bis heute erhalten, in denen wahrscheinlich ständig Schermäuse leben konnten.

Die SDQ-Werte bilden ein weiteres Merkmal, nach dem *A. terrestris* und *A. sapidus* in Frankreich und Spanien unterschieden werden können und das auch die artliche Verschiedenheit der in Größe und Lebensweise so ähnlichen *A. terrestris amphibius* aus England und *A. sapidus* aus Südwesteuropa untermauert.

Sicherlich sind mit den für *A. terrestris* typischen Schmelzdicken-Verhältnissen funktionelle Vorteile verknüpft. Worin diese aber bestehen, läßt sich aus der Betrachtung der Ernährungsweise rezenter Schermäuse nicht ableiten: *Arvicola sapidus* und *A. terrestris amphibius* leben rein aquatisch, d. h. sie sind an Wasserrandbiotope gebunden. Dagegen sind die *A. terrestris* der Mittelgebirge etwa in Deutschland und Spanien vom Wasser oft unabhängige Wühler. Hier ergibt der Vergleich aquatischer und terrestrischer *A. terrestris* also gleiche Schmelzbänder, der aquatischer *sapidus* und *terrestris* aber stark verschiedene. Immerhin scheinen folgende Beziehungen zu bestehen: Der *terrestris*-Typ ist mit beiden Ökotypen von *Arvicola* korreliert, der *cantiana*-Typ scheint hingegen an aquatische Formen gebunden zu sein. Zumindest gilt dies für *A. sapidus* ebenso wie für *Arvicola terrestris* im Iran (Lay 1967). Demnach könnte der abgeleitete Schmelztyp vielleicht doch als Anpassung an die Zähne stärker beanspruchende, weil mit Sand und anderen Bodenpartikeln verunreinigte, unterirdische Pflanzenteile als Nahrung angesehen werden, die einer Ernährung mit der schonenderen krautigen Nahrung an Wasserrändern nicht im Wege steht.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, gilt mein Dank für die Überlassung des Themas, die Unterstützung bei der Durchführung und Auswertung der Arbeit sowie die Durchsicht des Manuskriptes. Herrn Prof. Dr. F. Pera, Münster, danke ich für die freundliche Übernahme des

Referates sowie die Durchsicht und Diskussion der Arbeit. Folgenden Damen und Herren verdanke ich die Ausleihe des Untersuchungsmaterials: Mrs. S. Angel, London; Dr. H. Felten, Frankfurt a. M.; Dr. H. Gemmeke, Münster; Dr. R. Hutterer, Bonn; Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn; Dr. B. G. Osella, Verona. Weiterhin danke ich Frau Dr. Ch. Dötsch, Groningen, für die anregende Diskussion über die Probleme dieser Arbeit.

Zusammenfassung

An 15 Populationen von *Arvicola* wurde die geographische und zwischenartliche Variabilität der Schmelzbandbreiten der Molaren untersucht. Verglichen wurden die Schmelzdicken schließlich an je zwei definierten Meßpunkten (je eine Vorder- und Hinterkante) an M^3 und M_1. Zu einem ersten Vergleich wurden die Schmelzdicken auf Schädel gleicher Größe (Condylobasallänge von 35 mm) umgerechnet. Dabei ergab sich folgendes Bild: Innerhalb von *Arvicola terrestris* nehmen die Schmelzdicken der Lee-Seiten (der Kaurichtung abgewandt) von Westeuropa bis zum Iran ständig zu, die Luv-Seiten (in Kaurichtung gelegen) in gleicher Richtung ab. Der Quotient aus lee- und luvseitiger Schmelzdicke am M_1 nimmt von Westeuropa zum Iran zu. Dieser Quotient galt bisher als Unterscheidungsmerkmal zwischen der pleistozänen *Arvicola cantiana* und ihrer Folgeart, *A. terrestris*. In Wirklichkeit findet sich *terrestris*-Ausprägung nur in West- und Mitteleuropa, *cantiana*-Ausprägung auch heute noch in Vorderasien. *Arvicola sapidus* verhält sich in den Schmelzbandbreiten wie *A. cantiana* oder *A. terrestris* aus Vorderasien.

Literaturverzeichnis

Heinrich, W.-D. (1978): Zur biometrischen Erfassung eines Evolutionstrends bei *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) aus dem Pleistozän Thüringens. — Säugetierk. Inform. 2: 3—21.

Koenigswald, W. von (1980): Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). — Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 539: 1—129.

Kratochvíl, J. (1981): *Arvicola cantiana* vit-elle encore? — Folia Zoologica 30: 289—300.

Landry, S. O. (1957): Factors affecting the procumbency of rodent upper incisors. — J. Mamm. 38: 223—234.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran. — Fieldiana: Zoology 54: 1—282.

Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.) (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Reichstein, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède 1799. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1: 155—204.

— (1982): Gattung *Arvicola* Lacépède, 1799 — Schermäuse. In: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/I, Nagetiere II. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, 209—252.

Röttger, U. (1986): Schmelzbandbreiten an Molaren der Gattung *Arvicola* Lacépède, 1799. — Med. Dissertation, Bonn.

Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. Statistische Methoden und ihre Anwendungen. — Springer Verlag, 5. Aufl., Berlin, Heidelberg, New York.

Tchernov, E. (1975): Rodent faunas and environmental changes in the Pleistocene of Israel. In: Prakash, I. & P. K. Ghosh (Eds.): Rodents in desert environments. — W. Junk, The Hague, 331—362.

Dr. Ursula Röttger, Bahnhofstr. 29, D-4054 Nettetal 2.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 107—113	Bonn, Juli 1987

Analyse einer subfossilen Rehpopulation aus NO-Bulgarien

Ernst von Lehmann

Abstract. Skeletal remains of Copper Age (3900—3400 BC) roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from the Tell Târgovište in NE-Bulgaria document the animals' large size. Their recent descendents might be roe deer of the subspecies *Capreolus capreolus whittalli* Barclay, 1936, from the European part of Turkey.

Key words. Mammalia, Cervidae, *Capreolus capreolus*, skeletal remains, copper age, Bulgaria, historical size variation.

Einleitung

Während eines Studienaufenthaltes im Museum für Kulturgeschichte der Bezirkshauptstadt Târgovište (NO-Bulgarien) studierte G. Nobis (1985) das Tiermaterial der Grabungsstelle Tell Târgovište. Über das subfossile Rehmaterial wird hier vorab berichtet.[1]

Der Tell Târgovište liegt in einem weiten Tal, das von Ausläufern des Balkangebirges begrenzt wird. Sie bilden einen sich nach Osten öffnenden Winkel; seine Spitze mündet in den Târgovište-Paß, der eine Westpassage ermöglicht. Der Tell war bei einem Durchmesser von ungefähr 60 m nur etwa 1 m hoch. Er enthielt vier Siedlungsschichten, die chronologisch dem späten Äneolithikum (= Kupferzeit, ca. 3900 bis 3400 B.C.) zugeordnet werden. Ein hoher Anteil an Haustierresten im Grabungsmaterial deutet auf eine vorwiegend bäuerliche Lebensweise der ehemaligen Bewohner. Nur 15 % des gesamten Tiermaterials stammt von jagdbarem Wild, speziell Rothirsch, Reh, Wildschwein, Ur, Wolf, Wildkatze, Braunbär, Dachs, Luchs, Feldhase und Biber (Nobis 1985). Über die Gesamtfauna werden Nobis & Ninov (in Vorber.) ausführlicher berichten.

Geweih- und Skelettreste vom Reh (*Capreolus capreolus* L.) wurden aus allen vier Schichten des Siedlungshügels geborgen (IV = älteste Schicht, I = jüngste). Die Verteilung in den einzelnen Schichten und auf das Gesamtskelett (Tab. 1) zeigt, daß die Mehrzahl der 194 Reste aus der jüngsten Schicht I stammt.

Ergebnisse und Diskussion

Von insgesamt 32 Individuen (Mindestindividuenzahl) stammt fast die Hälfte aus dem oberen Siedlungshorizont. Als Ursachen für die ungleiche Verteilung kommen eine längere Siedlungsdauer, eine größere Siedlungsdichte oder verbesserte Jagdmethoden

---

1) Der hier vorliegenden Arbeit ging schon ein „vorläufiger Bericht" von G. Nobis voraus (nicht veröffentlicht) und eine weitere Bearbeitung durch E. von Lehmann (nicht veröffentlicht); sie erhielt schließlich die endgültige Form durch erhebliche Erweiterungen und Veränderungen von G. Nobis, der auch alle Abmessungen des Knochenmateriales lieferte. Frau P. D. Jenkins sandte freundlicherweise Informationen über Material im British Museum (Natural History), London.

in Frage. Möglicherweise mußten zur Versorgung der Bevölkerung mit Fleisch u.a. eine größere Zahl von Rehen erlegt werden. Auch Veränderungen in der Biotopstruktur mögen zu einer Zunahme der Rehpopulationen geführt haben (vgl. Boessneck 1956, von Lehmann 1960, Feiler 1983).

Das Tötungsalter von 21 Rehen wurde nach dem Abrasionsgrad der Unterkieferzahnreihen bestimmt (Habermehl 1985, und Vergleiche mit Mandibulae der theriologischen Sammlung des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig). Folgende Altersklassen sind vertreten: 1 Jahr (1 x), $1^{1}/_{2}$ (1 x), $2^{1}/_{2}$ (5 x), $3^{1}/_{2}$ (5 x), 4 (1 x), 5 (1 x), $5^{1}/_{2}$ (1 x), 6 (2 x), $6^{1}/_{2}$ (2 x), 8 (1 x), $9^{1}/_{2}$ (1 x). Demnach wurden Rehe in allen Lebensaltern erlegt.

Tabelle 1: Die Verteilung bestimmbarer Reste vom Reh auf das Gesamtskelett auf der Grundlage von Knochenzahlen (KNZ) und Mindestindividuenzahlen (MIZ).

Schicht		IV	III	II	I	KNZ
Geweihreste	R	7 (1)	8 (2)	8 (2)	8 (1)	31 (6)
(Abwurfstangen)	L	1	4 (1)	1	12 (4)	18 (5)
Cranium		1	2	1	7	11
Mandibula	R	1	4	2	7	14
	L	—	2	1	8	11
Scapula	R	—	—	2	5	7
	L	—	—	1	3	4
Humerus	R	—	—	1	3	4
	L	1	—	1	3	5
Radius	R	—	1	1	3	5
	L	1	—	2	5	8
Ulna	R	—	—	1	—	1
	L	—	—	—	—	—
Metacarpus	R	1	2	3	7	13
	L	1	1	3	8	13
Femur	R	—	—	—	—	—
	L	—	—	—	—	—
Tibia	R	—	1	—	3	4
	L	2	1	1	2	6
Metatarsus	R	1	3	3	11	18
	L	1	3	2	14	20
Phalanx II		—	1	—	—	1
KNZ (insges.)		18	33	34	109	194
MIZ		6	6	6	14	32

Geweih

62 Geweihreste wurden geborgen, darunter nur wenige Abwurfstangen (Tab. 1). Die Geweihe der Schicht IV sind morphologisch sehr einheitlich. Bei zwei Jungtieren variiert die Rosenform allerdings beträchtlich; bei einem ist sie üppig und aufgestaucht, beim anderen Exemplar ist der Rand nur spärlich ausgebildet, und die Perlung ist etwas schwächer. Die übrigen Stücke stammen von sehr starken, alten Böcken. Am besten erhalten ist eine linke Abwurfstange, die plump und massig wirkt; bei ihr ist die Perlung innen nur mäßig vorhanden, und die Rose bildet als dünner Kranz eine sogenannte „Dachrose". Auch die restlichen Stücke sind vom gleichen klobigen und gedrungenen Typ.

Zahlreiche Geweihreste der Schicht III haben deutlich gefurchte, nach hinten geneigte Stangen mit sehr unterschiedlicher Perlung und Ausprägung der Rosen. Vier dünne Spießer- und Gablerstangen zeigen viele kleine Schnittspuren als Zeichen einer intensiven Bearbeitung.

Von 10 Geweihresten der Schicht II besitzen einige eine hochliegende Vordersprosse in Verbindung mit einer geneigten Endgabel und tiefen Rillen. In einem Fall ist eine starke Biegung der Stange nach außen vorhanden. Schnittspuren, wahrscheinlich von einer flachen Klinge, sind ebenfalls vorhanden.

29 Geweihreste aus der obersten Schicht I entsprechen ebenso den zwei beschriebenen Merkmalsvarianten: einige sind stark und gedrungen, mit schwacher Perlung der Innenseite und mit tiefen lateralen Rinnen und relativ schmaler Rose; andere weisen eine Biegung der Stangen, sehr unterschiedliche Perlung und enorm starke Rosenstöcke auf. Eine extrem starke Abwurfstange zeigt neben einer tiefliegenden Vordersprosse mit einer medialen wulstigen Auftreibung und einer flachen Dachrose das typische Bild des Zurücksetzens.

Tab. 2 zeigt die Maße von 33 Rosenstöcken, nach Schichten getrennt. Die Größenverteilung der anterior-posterioren Durchmesser weist eine Häufung von Stärken zwischen 14 und 17 mm und zwischen 22 und 24 mm auf, was vermutlich altersbedingt ist.

Tabelle 2: Maße von Rosenstöcken der Rehböcke vom Tell Târgovište.

1. Schicht	IV	IV	IV	IV	IV	IV	IV	III	III	III	III	III
2. Ø ant.-post.	26,5	22,0	28,5	28,5	15,0	28,5	15,5	22,0	15,5	16,5	17,5	14,5
3. Ø quer	24,0	22,0	24,5	25,5	14,5	24,5	14,0	19,5	13,5	15,5	17,0	15,0
1.	III	III	II	II	II	II	II	II	II	I	I	
2.	24,5	17,5	21,5	16,5	14,0	24,5	20,0	23,0	16,5	16,5	17,0	
3.	19,5	17,0	22,0	15,5	13,5	24,0	21,0	20,0	15,0	14,5	14,0	
1.	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I		
2	15,5	16,5	22,0	22,0	19,5	24,5	16,5	24,5	15,0	14,0		
3.	14,0	15,0	21,5	14,5	19,5	24,0	14,5	22,0	14,5	13,0		

Unterkiefer

An 25 Unterkiefern konnten Mandibel- und Zahnmaße genommen werden (Tab. 3). Die erhobenen Maße für die Länge der unteren Backenzahnreihe werden in der Tab. 4 mit entsprechenden Maßen von Rehen aus dem jungsteinzeitlichen Dorf Ehrenstein, Gem. Blaustein, Alb-Donau-Kreis (Scheck 1977), aus dem mittelalterlichen Hitzacker/Elbe (Walcher 1978) und mit verschiedenen Stichproben rezenter Rehe verglichen. Unter Berücksichtigung einer Längenreduktion der Backenzahnreihe von 65 mm bei Jährlingen auf etwa 61,5 mm bei siebenjährigen Tieren (Reichstein 1974) ergibt ein Vergleich der Zahlen, daß die Zahnreihenlänge der Rehe vom Tell Târgovište mit jenen aus der zentraleuropäischen Jungsteinzeit und dem Mittelalter gut übereinstimmt. Die Maße der rezenten Rehe sind dagegen deutlich kleiner.

Tabelle 3: Unterkiefer- und Zahnmaße von Târgovišterehen.

1. Schicht	IV	III	III	III	III	III	III	II	II	II	I	I	I
2. LZ (Alv.)	66,0	66,0	—	70,0	67,0	69,5	66,0	—	66,0	68,0	69,0	67,5	67,0
3. LP (Alv.)	27,0	26,5	28,5	28,0	27,0	28,0	27,5	28,5	26,0	27,5	27,5	27,0	28,0
4. LM (Alv.)	39,0	38,5	—	41,0	38,5	40,0	37,5	—	38,5	40,0	41,5	39,5	37,5
5. Höhe vor P_2 (med.)	15,5	17,0	17,5	15,0	—	17,5	14,5	15,5	18,0	16,5	18,0	15,5	—
6. Höhe vor M_1 (med.)	18,0	19,0	22,0	16,0	18,5	21,0	17,5	18,5	20,0	19,0	20,5	19,3	22,2
7. Höhe hinter M_3 (med.)	—	—	—	26,0	26,0	26,0	24,5	—	25,7	—	26,0	—	27,5
8. Alter in Jahren	6	2½	2½	1—2	3½	3½	3—4	6	3—4	5	6	6—7	5—6
9. sinister/dexter	d	s	s	d	d	d	d	s	d	d	s	s	s

1.	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
2.	—	65,0	68,5	—	—	65,5	(67,0)	68,0	—	—	—	—
3.	—	—	28,5	—	—	28,0	28,0	28,5	29,3	(32,0)	29,5	—
4.	38,5	—	39,5	—	—	37,2	(39,0)	39,5	—	—	—	(40,0)
5.	—	17,5	—	—	—	17,0	17,2	—	17,0	16,0	16,5	—
6.	20,0	—	17,5	20,0	18,7	20,0	21,0	—	—	20,0	—	—
7.	—	—	—	—	—	25,0	—	—	—	—	—	—
8.	6—7	2—3	3½	(1)	4	2½	2½	3—4	9—10	—	—	8
9.	s	s	s	s	s	d	d	d	d	d	d	d

Skelettmaße

Zur Ermittlung von Extremitätenmaßen standen nur wenige Knochenreste, vor allem Metapodien, zur Verfügung (Tab. 5). Der Vergleich von Maßen am Metacarpus und

Tabelle 4: Vergleich der unteren Zahnreihenlänge von Rehen verschiedener Fundorte und Zeiten; [a] untere Zahnreihen an den Alveolen gemessen, [b] an den Kronenrändern gemessen; die Differenz zwischen beiden Maßen beträgt nach v. Lehmann & Sägesser (1986) etwa 2 mm.

Fundort und Zeit	min	max	$\bar{x}$	n	Autor
Tell Târgovište, [a] 3.900—3.400 B. C.	65,0	70,0	67,25	16	vorliegende Studie
Ehrenstein, [a] 3.400—3.100 B. C.	65,0	68,0	67,0	5	Scheck 1977
Hitzacker, [a] 7.—16. Jh.	66,0	71,5	67,6	12	Walcher 1978
Bayern, [a] rezent	57,0	70,5	64,4	114	Boessneck 1956
Moritzburg bei Dresden, [b] rezent	58,8	65,2	62,0	63	Feiler 1983
Gesamte DDR, [a] rezent, ♂	55,0	72,0	63,0	539	Stubbe & Smirnov 1972
Kroatien, [a] rezent	57,0	68,0	62,7	193	Car 1967

Metatarsus (Tab. 6) zeigt, daß Mittelwert und Variationsbreite der kupferzeitlichen Rehe vom Tell Târgovište mit neolithischen und mittelalterlichen Rehen weitgehend übereinstimmen. Das bestätigt den an den Unterkiefermaßen gewonnenen Befund, daß die Rehe Europas vom Neolithikum bis zum Mittelalter annähernd gleich groß waren (Boessneck 1956, u. a.). Eine Größenabnahme setzte offenbar erst in der Neuzeit ein (von Lehmann 1960, Feiler 1983).

Schlußfolgerungen

Welche Aussagen sind nach den morphologischen und metrischen Befunden zur Herkunft der kupferzeitlichen Rehe vom Tell Târgovište möglich? Zunächst ist gesichert, daß die Reste einer Großform von *Capreolus capreolus* angehören. Das Sibirische Reh, *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771), scheidet aufgrund seines stark abweichenden Geweihes (vgl. von Lehmann 1976) und der noch größeren Schädelmaße (vgl. Stubbe & Smirnov 1972) aus. Da aber die Fossilgeschichte der Gattung *Capreolus* bisher weitgehend unbekannt ist, läßt sich über die Herkunft der kupferzeitlichen Rehe aus Bulgarien nur sagen, daß sie im Größenbereich der eiszeitlichen Großrehe Europas liegen.

Wie schon betont, weisen alle rezenten Unterarten von *Capreolus capreolus* (vgl. von Lehmann & Sägesser 1986) kleinere Maße auf als die Târgovište-Rehe. Eine Ausnahme scheint allerdings die thrazische Unterart *Capreolus capreolus whittalli* Barclay, 1936 zu bilden. Die von Barclay (1936) angegebene Länge der unteren Zahnreihe liegt deutlich im Maximumbereich der für mitteleuropäische Serien bekannten Maße; die von P. D. Jenkins am Holotypus nachgemessene Zahnreihenlänge beträgt alveolar 67,2 mm. Sie ist damit fast identisch mit dem Mittelwert für die Târgovište-Rehe (Tab. 4). Allerdings sind aus Thrazien bisher keine weiteren Schädelmaße bekannt. Sollte sich erweisen, daß die großen Zahnreihenlängen für thrazische Rehe die Regel sind, so könnte man vielleicht die rezente Unterart *whittalli* als Nachkommen der Großrehe ansehen, wie sie für die Kupferzeit von Bulgarien belegt sind. Einschränkend

Tabelle 5: Maße von Extremitätenknochen der Rehe vom Tell Târgovište.

Scapula			
KLC	19,0	19,3	18,0
Schicht	II	II	II

Humerus			
Bd	31,5	30,5	28,4
Schicht	IV	II	II

Radius					
Bp	22,0	—	—	—	25,7
Bd	—	27,7	26,6	25,0	—
Schicht	IV	III	II	II	II

Ulna	
LO	(30,0)
TPa	16,6
Schicht	II

Metacarpus												
GL	166,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bp	21,0	23,0	23,0	23,0	22,0	22,0	21,5	21,0	21,0	21,0	21,0	21,0
KD	13,5	—	—	—	—	—	13,0	12,0	—	—	—	—
Bd	21,5	—	—	—	—	—	23,0	—	—	—	—	—
Schicht	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I

Tibia						
Bp	—	—	—	—	19,7	—
KD	13,5	13,8	16,0	13,5	—	—
Bd	24,0	25,0	27,0	23,0	—	26,0
Schicht	IV	IV	III	III	II	II

Metatarsus											
GL	206,0	196,0	202,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Bp	21,0	22,5	20,0	23,0	22,0	22,0	21,0	21,0	21,0	21,0	20,0
KD	13,0	13,7	13,8	17,0	13,5	15,0	13,0	12,0	15,0	—	—
Bd	25,5	26,0	23,5	27,0	26,0	27,0	23,5	25,0	—	—	—
Schicht	III	II	II	I	I	I	I	I	I	I	I

Tabelle 6: Vergleich der proximalen Breiten von Metacarpus und Metatarsus von Rehen aus der Kupferzeit, dem Neolithikum und dem Mittelalter.

Fundstelle	Metacarpus			Metatarsus		
	min	max	$\bar{x}$	min	max	$\bar{x}$
Tell Târgovište	21,0	23,0	21,71	20,0	23,0	21,3
Ehrenstein	21,5	23,0	22,2	20,5	22,5	21,6
Hitzacker	20,0	24,0	21,4	19,0	22,0	20,5

sei allerdings auf die Untersuchungen von Berg (1986) hingewiesen, wonach die Zahnreihenlänge beim Reh keine deutliche Korrelation mit anderen Schädelmaßen zeigt; daher kann aus dem Vorliegen großer Zahnreihen nicht zwingend auf einen großen Körperbau geschlossen werden. Zur Absicherung wären daher zusätzlich Schädel- und Skelettmaße von thrazischen Rehen erforderlich.

Zusammenfassung

194 Reste von *Capreolus capreolus* aus vier Schichten der kupferzeitlichen (3900—3400 B.C.) Grabungsstelle Tell Târgovište in NO-Bulgarien wurden analysiert. Es handelt sich dabei um ein großwüchsiges Reh, wie es aus dem Neolithikum und Mittelalter Europas bekannt ist. Seine rezenten Nachfahren sind möglicherweise die als *Capreolus capreolus whittalli* Barclay, 1936 beschriebenen Rehe Thraziens.

Literatur

Barclay, E. N. (1936): The roe-deer of European Turkey. — Ann. Mag. nat. Hist. (10) 17: 405.

Berg, S. (1986): Die geographische Variabilität des mitteleuropäischen Rehes (*Capreolus capreolus*) anhand des Schädels. — Diplomarbeit, Bonn (unveröff.).

Boessneck, J. (1956): Zur Größe des mitteleuropäischen Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in alluvial-vorgeschichtlicher und früher historischer Zeit. — Z. Säugetierkunde 21: 121—131.

Car, Z. (1967): Postojanje male i velike odlike srna u hrvatskoj (Das Groß- und das Kleinreh in Kroatien). — Diss. Zagreb (Kroatisch).

Feiler, A. (1983): Untersuchungen über Färbung, Zeichnung und Körpergröße des mitteleuropäischen Rehes (*Capreolus c. capreolus* [L.]) (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. Naturk. Dresden 38: 193—213.

Habermehl, K.-H. (1985): Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren. — 2. Aufl., Parey, Hamburg & Berlin.

Lehmann, E. von (1960): Das Problem der Größenabnahme (Deminutions-Tendenz) beim Reh. — Z. Jagdwiss. 6: 41—51.

— (1976): Einige Bemerkungen zum Sibirischen Reh (*Capreolus capreolus [pygargus] caucasicus* Dinnik, 1910) in Mitteleuropa. — Z. Jagdwiss. 22: 75—84.

— & H. Sägesser (1986): *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758 — Reh. — S. 230—268 in J. Niethammer & F. Krapp, Hrsg.: Handbuch der Säugetiere Europas 2/II. — AULA-Verlag, Wiesbaden.

Nobis, G. (1985): Die Tierreste aus dem Tell Târgovište — vorläufiger Bericht. — Unveröff. Manuskript.

Reichstein, H. (1974): Ergebnisse und Probleme von Untersuchungen an Wildtieren aus Haitabu (Ausgrabung 1963—1964). — Berichte über die Ausgrabungen in Haitabu 7: 103—134, 10 Tfln.

Scheck, K. (1977): Die Tierknochen aus dem jungsteinzeitlichen Dorf Ehrenstein (Gemeinde Blaustein, Alb-Donau-Kreis). — Forsch. Ber. Vor- und Frühgesch. Baden-Württemberg 9: 9—69.

Stubbe, Ch. & M. N. Smirnov (1972): Körperwachstum und Körpergröße des Sibirischen Rehwildes (*Capreolus c. pygargus* Pallas 1771) und Unterschiede zum Europäischen Reh (*Capreolus c. capreolus* L.). — Zool. Garten, N. F. 42: 166—175.

Walcher, H. F. (1978): Die Tierknochenfunde aus den Burgen auf dem Weinberg in Hitzacker/Elbe und in Dannenberg (Mittelalter) II. Die Wiederkäuer. — Diss. München, 213 S., 39 Tab., 20 Diagr., 8 Tfln.

Prof. Dr. Ernst von Lehmann, Im Wiesengrund 18, D-5305 Impekoven bei Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 115—128	Bonn, Juli 1987

Geckos der Gattungen *Ptyodactylus* und *Hemidactylus* aus der Arabischen Republik Jemen

J. P. Fritz & F. Schütte

Abstract. The geckonid lizards *Ptyodactylus hasselquistii, Hemidactylus yerburii, H. turcicus parkeri* and *H. flaviviridis* were observed and collected in the Yemen Arab Republic in spring 1985. *Ptyodactylus hasselquistii* was found in large areas of the Tihama and upper Tihama. Some morphological characters show significant differences between Yemen and other Arabic populations. *Hemidactylus flaviviridis* is naturalized in the immediate vicinity of Hodeidah harbour. *Hemidactylus turcicus parkeri* is widespread and very abundant in the Yemen Arab Republic. Samples from the Yemen highland and the Tihama differ in some morphological characters. The *Hemidactylus yerburii* lizards collected in the Yemen Arab Republic represent the nominate form, and not *H. yerburii pauciporosus*, known from south east Africa and Oman.

Key words. Sauria, Gekkonidae, *Ptyodactylus*, *Hemidactylus*, distribution, morphometrics, ecology, Yemen Arab Republic.

Einleitung

Auf einer herpetologischen Forschungsreise in die Arabische Republik Jemen im Frühjahr 1985 (Fritz 1985, Fritz & Schütte 1987a, 1987b, Schütte 1986) konnten die folgenden Arten der Gattungen *Hemidactylus* und *Ptyodactylus* beobachtet und gesammelt werden: *Ptyodactylus hasselquistii, Hemidactylus flaviviridis, H. turcicus parkeri* und *H. yerburii.* Neben den Fundorten im Jemen werden im folgenden auch einige Bemerkungen zur Ökologie dieser Geckoarten mitgeteilt. Einige Abschnitte beschäftigen sich mit der Variabilität von Beschuppungsmerkmalen (Pholidose) in ausgewählten Populationen innerhalb des Nordjemens. Soweit verfügbar, wurden auch Angaben über außerjemenitische Populationen berücksichtigt.

Abkürzungen

AD:	Augendurchmesser; gemessen vertikal am rechten Auge
BB:	Distanz zwischen vorderem und hinterem Beinpaar; Rumpflänge
Extr:	Extremwerte
gl:	gleich
HbL:	Hinterbeinlänge; gemessen vom Kniegelenk bis zur Spitze der 4. Zehe
hi:	hinten
KBr:	Kopfbreite; gemessen zwischen rechtem und linkem Unterkiefergelenk
KH:	Kopfhöhe; gemessen auf Ohrhöhe
KL:	Kopflänge; gemessen von der Maulspitze bis zum hinteren Rand der Ohröffnung
KRL:	Kopf-Rumpf-Länge; gemessen von der Maulspitze bis zum vorderen Kloakenrand
l:	links
n:	Anzahl
N:	Nasalia
r:	rechts
s:	Standardabweichung

SchL: Schwanzlänge; gemessen von der Schwanzspitze bis zum vorderen Kloakenrand
ugl: ungleich

Ergebnisse

Ptyodactylus hasselquistii (Donndorf, 1798)

Diagnose: *P. hasselquistii* erreicht eine Kopf-Rumpf-Länge von 98 mm. Der Schwanz ist etwa gleich lang. Die Zehenenden sind fächerförmig verbreitert und tragen bei der Nominatform in der Regel 15—19 Haftlamellen. In der hellgrauen Dorsalfärbung treten normalerweise 5 dunkle Querstreifen als Grundmuster auf, die jedoch stark variieren können. Der Rückenbereich trägt mehrere Längsreihen von Dorsaltuberkeln, die meist nur einfach oder nicht gekielt sind.

Artverbreitung: Die Art besiedelt in ihrer Nominatform auf der Arabischen Halbinsel die Gebirgsrandzonen der Westküste, die Südostküste vom Südjemen bis Dhofar, sowie die Omanberge im Osten. Ein isolierter Fundort im Inneren der Halbinsel ist Riad. In Ägypten lebt sie auf dem Sinai und im Niltal, südlich bis Wadi Halfa (Heimes 1982).

Fundorte im Jemen (Abb. 1): At Tur (ZFMK 43238—43249, ZFMK 43258, ZFMK 43319); Wadi Rasyan (ZFMK 43237); As Suknah (ZFMK 43247); 43 km nord-westl. Sada (ZFMK 43244). Sichere Beobachtungen liegen für Al Mansuriah, Khawkhah und Zabid vor. Weitere 6 Exemplare aus At Tur werden zur Lebendbeobachtung im Terrarium gehalten.

Taxonomischer Status der jemenitischen *P. hasselquistii* Population: Um den Status jemenitischer Populationen abzuklären, wurden verschiedene Körpermaße und Beschuppungsmerkmale (Pholidose) mit denen von Populationen aus den Omanbergen, aus anderen Teilen der Arabischen Halbinsel und aus Nordafrika verglichen. Die Unterart *P. h. ragazzii*, die Teile der afrikanischen Küstenregion des Roten Meeres in Äthiopien und Somalia besiedelt, wurde als 5. Vergleichsgruppe berücksichtigt. Die Auswahl der Merkmale erfolgte nach Heimes (1982), ebenso entstammen die Angaben über die nicht jemenitischen *P. hasselquistii* Populationen seiner Arbeit. Die Ergebnisse des Vergleichs sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Die relative Kopfbreite (KL/KBr) ist bei allen ausgewerteten Populationen in etwa gleich. Bei Tieren aus den Omanbergen ist der Kopf etwas schmaler, dies gilt auch für den Gesamthabitus (vgl. Heimes 1982). Beim Vergleich der relativen Kopfhöhen (KL/AD) fällt auf, daß jemenitische Tiere durchschnittlich flachere Köpfe besitzen. Jedoch ist bei dem Merkmal Augendurchmesser der individuelle Meßfehler zweier Autoren zu berücksichtigen. Die relative Schwanzlänge (KRL/SchL) ergibt keine Unter-

→

Abb. 1: Fundorte von *Ptyodactylus* und *Hemidactylus* in der Arabischen Republik Jemen; ● *Ptyodactylus hasselquistii*, (1) 43 km nordwestlich Sada (2) At Tur (3) As Suknah (4) Al Mansuriah (5) Zabid (6) Khawkhah (7) Wadi Rasyan; △ *Hemidactylus flaviviridis*, (8) Hodeidah; ■ *Hemidactylus turcicus parkeri*, (9) Sada (10) Dayr Duknah (11) At Tur (12) 7 km östlich Bajil (13) 10 km westlich Bajil (14) 4 km nördlich Hodeidah (15) Wadi Mawza (16) 5 km südlich Al Mansuriah (17) As Suknah (18) Zabid (19) Sana'a; ▼ *Hemidactylus yerburii*, (20) Rada (21) Damt (22) Hajda (23) 7 km nördlich Taiz (24) Wadi Mawza (25) 7 km südlich Ad Dimnah (26) 9 km südlich Ad Dimnah.

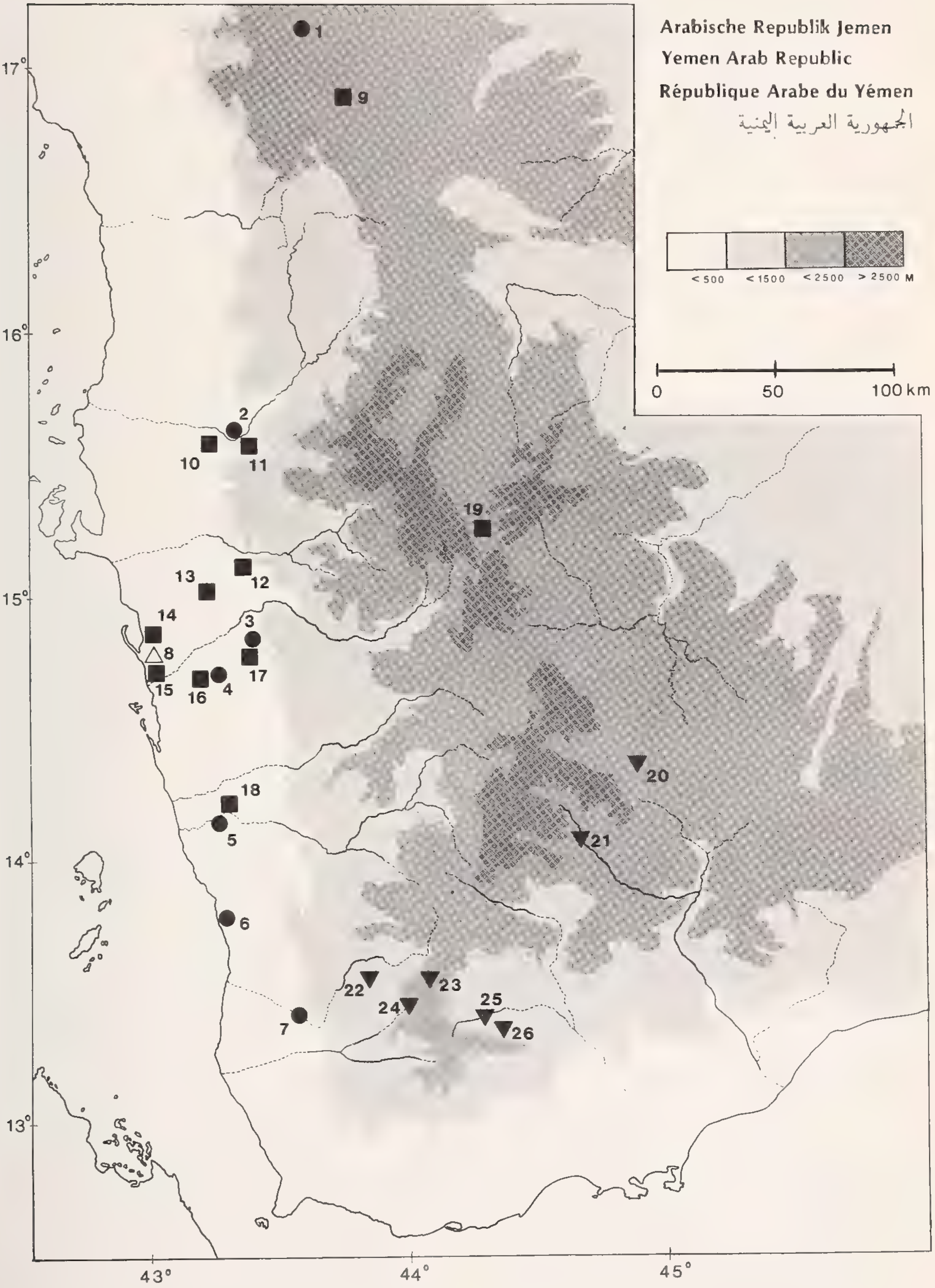

Arabische Republik Jemen
Yemen Arab Republic
République Arabe du Yémen
الجمهورية العربية اليمنية
< 500
< 1500
< 2500
> 2500 M
0
50
100 km
17°
16°
15°
14°
13°
43°
44°
45°
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26

Tabelle 1: Merkmalsvariationen zwischen Populationen von *Ptyodactylus hasselquistii.*

	P. h. hasselquistii				*P. h. ragazzii**
	Jemen	Omanberge*	Arab. Halbinsel*	Nordafrika	Ostafrika
KL/KBr					
x̄±s	1,36±0,07	1,41± 0,05	1,33±0,06	1,36±0,06	1,32±0,06
n	16	14	22	20	138
KL/AD					
x̄±s	4,11±0,52	4,20± 0,29	4,22±0,30	4,23±0,22	4,60±0,29
n	3	6	13	7	39
KRL/KL					
x̄±s	3,52±0,29	3,65± 0,11	3,69±0,14	3,97±0,17	3,83±0,15
n	16	14	22	15	139
KRL/HbL					
x̄±s	2,79±0,20	2,60± 0,10	2,50±0,14	2,77±0,14	2,77±0,10
n	16	14	22	19	143
Dorsaltuberkel					
Extr.	10— 14	10— 14	10— 14	8— 12	8— 14
x̄±s	12,00±1,37	12,20± 1,52	11,00±1,40	10,40±0,38	10,80±1,24
n	16	14	25	21	155
Schwanztuberkel					
Extr.	0— 4	0— 4	0— 4	0— 4	0— 4
x̄±s	2,82±0,72	1,11± 1,37	0,42±1,15	2,90±1,60	0,70±1,30
n	14	9	24	16	98
Tuberkel r. Vorderbein					
Extr.	0— 16	0— 23	0— 11	0— 13	0— 20
x̄±s	6,53±4,92	2,21± 6,12	1,34±2,96	6,70±4,00	9,90±3,90
n	16	14	25	21	141
Subdig. Lamellen 1. Zehe					
Extr.	15— 22	16— 18	14— 20	15— 18	16— 23
x̄±s	18,00±1,83	17,40± 0,92	17,00±1,71	19,70±1,37	16,20±0,67
n	15	14	25	21	151
Subdig. Lamellen 4. Zehe					
Extr.	16— 22	17— 19	15— 20	15— 20	17— 24
x̄±s	19,26±1,81	17,90± 0,53	17,50±1,90	16,70±1,23	20,30±1,43
n	15	14	25	21	150
Nasalia					
Extr.	4— 5	5	4— 5	5	4— 5
x̄±s	4,94±0,24	5,00± 0,00	4,96±0,20	5,00±0,00	4,80±0,40
n	16	13	25	21	152
Internasalgranulae					
Extr.	0— 2	1— 2	1— 2	0— 1	0— 1
x̄±s	1,00±0,50	1,08± 0,27	1,16±0,37	0,90±0,35	0,50±0,50
n	16	13	25	21	150
Supralabialia					
Extr.	11— 14	12— 15	11— 15	11— 14	10— 14
x̄±s	12,94±0,83	14,10± 0,75	12,60±1,26	12,10±0,79	11,90±0,81
n	16	13	25	21	154
Sublabialia					
Extr.	10— 14	12— 14	10— 14	10— 14	10— 14
x̄±s	11,81±1,07	13,30± 0,72	11,70±1,28	11,70±1,01	11,40±0,85
n	16	13	25	21	154
Schuppenreihen (Rumpfmitte)					
Extr.	130—151	140—170	129—163	110—144	104—145
x̄±s	140,85±6,68	150,40±10,70	145,70±8,45	121,90±8,12	121,70±9,00
n	13	11	24	19	149

---

* nach Heimes (1982)

schiede, der Schwanz ist etwa gleich lang wie der Körper. Die relative Hinterbeinlänge (KRL/HbL) deutet an, daß Tiere aus dem Jemen etwas längere Beine besitzen als solche aus den Omanbergen und der restlichen Arabischen Halbinsel. Die jemenitische Population steht hier der nordafrikanischen Unterart *P. h. ragazzii* näher. Die Anzahl der Schwanztuberkel schwankt für alle untersuchten Populationen zwischen 0—4. Jemenitische Tiere tragen im Mittel 2,8 Tuberkel. Eine annähernd gleiche Zahl (2,9) findet sich nur noch für die nordafrikanischen Fächerfinger. Dies gilt auch für die Tuberkel auf dem rechten Vorderbein (jemenitische Population 6,5, nordafrikanische 6,7). Die Anzahl der Subdigitallamellen ist gegenüber allen anderen *P. h. hasselquistii* Populationen bei jemenitischen Tieren deutlich erhöht. Sie entspricht fast dem Wert der Unterart *P. h. ragazzii.* Bei einem einzelnen Tier (ZFMK 43244) aus der Gegend von Sada wurden Werte gefunden (1. Zehe 22, 4. Zehe 22), die die bisher genannten Grenzen der Nominatform weit überschreiten, die anderen Merkmale weisen es jedoch eindeutig als zu dieser Unterart gehörend aus. Die Zahl der Nasalschilder liegt für alle untersuchten Populationen bei etwa 5, selten treten Tiere mit nur 4 Nasalia auf. Auch die Werte der Internasalschilder liegen für die Nominatform durchschnittlich bei 1. Die Auswertung der Zahl der oberen und unteren Labialen zeigt eine deutliche Ähnlichkeit zwischen der jemenitischen und der gesamtarabischen Population. Auch zu Nordafrika treten keine größeren Unterschiede auf, nur die Fächerfinger der Omanberge zeigen auch in diesem Merkmal die Tendenz zu einer schmäleren und längeren Körperform. In der Anzahl der Schuppenlängsreihen um die Körpermitte zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der jemenitischen und der gesamtarabischen Population. Bei Tieren aus den Omanbergen ist sie leicht erhöht, bei Tieren aus Nordafrika und bei *P. h. ragazzii* deutlich niedriger.

Insgesamt weist die jemenitische Population für die meisten Merkmale ähnliche Werte auf wie Tiere der Arabischen Halbinsel. Eine auffällige Abweichung ist aber die Anzahl der Subdigitallamellen, die fast die Durchschnittswerte der Subspecies *P. h. ragazzii* erreicht.

Ökologie: Im Jemen besiedelt *P. h. hasselquistii* die Tihama und die Gebirgstihama. Man findet ihn aber auch nord-westlich von Sada im Gebirge bis ca. 1400 m über NN. In diesen Gebieten werden vorzugsweise große Steine, Felsen und steile Bergabbrüche bewohnt. Tiefe, oft sehr schmale Spalten bieten hier geeignete Rückzugsmöglichkeiten. Entlang der Straßen werden auch Unterführungen und Brücken als Ersatz angenommen.

In Al Mansuriah, Khawkha, As Suknah und Zabid lebten Geckos an verlassenen und bewohnten Gebäuden. Bei At Tur wurden Tiere an lebenden und verdorrten Akazien angetroffen. In der Regel fanden wir in den Populationen keine weiteren Geckoarten, nur in einem Fall (Baum bei At Tur) wurde *Hemidactylus turcicus parkeri* mit dem Fächerfinger vergesellschaftet angetroffen. Wahrscheinlich gehören Jungtiere der wesentlich kleineren *Hemidactylus* zum Nahrungsspektrum von *P. h. hasselquistii.* Adulte wurden jedoch zumindest in Gefangenschaft nicht angegriffen.

P. hasselquistii war im Beobachtungszeitraum (Januar—März) zu allen Tages- und Nachtzeiten aktiv. Am Vormittag und in den Nachmittagsstunden wurden die Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft zu ihren Felsspalten beim Sonnen beobachtet; der Schwerpunkt der Jagd nach Beute lag in den Stunden zwischen 18.00 und 1.00 Uhr nachts, wobei sich die Tiere einige Meter von ihren Verstecken entfernten. An Häusern suchten sie hierbei die direkte Nähe der Außenbeleuchtung auf, wo ein hoher Insektenanflug herrschte. Mehrere im Februar und März gefangene Weibchen waren trächtig. In der Regel wurden zwei hartschalige, ovale Eier pro Weibchen abgelegt. Oft legten mehrere Weibchen einer Population ihre Gelege in dieselbe, meist sehr enge Felsspalte ab. Nach einigen Jahren kann diese dann fast ganz mit Eierschalenresten angefüllt sein.

Hemidactylus flaviviridis Rüppell, 1835

Diagnose: *H. flaviviridis* ist mit einer Gesamtlänge bis zu 110 mm der größte Vertreter seiner Gattung im Jemen. Der Körper ist von kräftigem Habitus und zeigt eine mattgraue bis hellgrünliche Grundfärbung mit 5 bis 6 hellen Dorsalstreifen. Die Extremitäten sind marmorartig gefleckt, und die Ventralseite ist weißlich bis leicht gelblich gefärbt.

Verbreitung: Die Art besiedelt in Afrika vorwiegend die Küstenregionen des Roten Meeres von Ägypten bis Somalia, und in Asien die meeresnahen Gebiete der Arabischen Halbinsel, den Irak, Iran und Pakistan bis in das nördliche Indien (Arnold 1980, Mahendra 1935a, 1935b, 1936, 1941, 1942, Schleich 1977, Seshadri 1956).

Fundorte (Abb. 1): Die Art wurde lediglich in Hodeidah angetroffen. Von 8 gefangenen Exemplaren werden 7 zur Lebendbeobachtung gehalten, ein Tier (ZFMK 43397) wurde konserviert.

Ökologie: Alle gesammelten Tiere stammen von einer etwa 2 m hohen Mauer, an der sie mittags einzeln in Spalten und Löchern saßen. Die meisten Verstecke lagen über 1,5 m vom Boden; der Fangplatz grenzte unmittelbar an einen Meeresstrand.

Hemidactylus turcicus parkeri Loveridge, 1936

Diagnose: *H. turcicus parkeri* ist mit einer Kopf-Rumpf-Länge bis 90 mm der kleinste Vertreter seiner Gattung im Jemen. Die Dorsaltuberkel sind in Längsreihen angeordnet, der Schwanz ist deutlich segmentiert. Die Unterart *parkeri* unterscheidet sich durch längere Postmentalschilder, kleinere Dorsaltuberkel und kleinere Gesamtlängen von der Nominatform.

Artverbreitung: *H. turcicus* besiedelt ein ausgedehntes Areal; von den Mittelmeerländern einschließlich der meisten Inseln über die Küstengebiete des Roten Meeres bis Arabien, Syrien, Irak, Iran und Pakistan. In Amerika wurde die Art eingeschleppt (Salvador 1982).

Fundorte im Jemen (Abb. 1): Sada (ZFMK 43399); Sana'a (ZFMK 43424—43427); At Tur (ZFMK 43407, 43456, 43457); Dayr Duknah (ZFMK 43408—43411); 4 km nördlich Hodeidah (ZFMK 43422, 43423, 43445—43454); Hodeidah (ZFMK 43402, 43403); 10 km westlich Bajil (3 lebende Exemplare); 7 km östlich Bajil (ZFMK 43401, 43412—43421, 43434—43444); As Suknah (ZFMK 43404); 5 km südlich Al Mansuriah (ZFMK 43405); Zabid (ZFMK 43406, 43428—43433).

Merkmalsvariation innerhalb des Jemens: Bei allen untersuchten jemenitischen Tieren ist der unregenerierte Schwanz etwas länger als die Kopf-Rumpf-Länge. Die Kopflänge ist bei Exemplaren aus Zabid und Bajil (26,0 bzw. 26,5 % der KRL) kleiner als bei den Populationen aus Sana'a (27,7 % der KRL) und Hodeidah (28,0 % der KRL). Der Rumpfanteil ist bei Tieren aus Zabid und Hodeidah (48,1 bzw. 50,8 %

Tabelle 2: *Hemidactylus turcicus parkeri:* Merkmalsvergleich in verschiedenen Populationen.

		H. t. parkeri Jemen	*H. t. parkeri* Ostafrika*	*H. t. turcicus* Europa*
relative KL (in % der KRL + SchL)	Extr.	21,74−30,77	24,44−26,60	—
	$\bar{x}\pm s$	26,83± 2,05	25,88± 0,73	—
	n	58	6	—
relative Rumpflänge (BB in % der KRL)	Extr.	30,38−68,29	42,88−50,00	—
	$\bar{x}\pm s$	45,29± 5,67	45,37± 2,53	—
	n	58	6	—
relative KBr (in % der KL)	Extr.	62,00−90,00	70,45−80,75	—
	$\bar{x}\pm s$	71,96± 5,76	73,55± 3,99	—
	n	57	6	—
relative KH (in % der KL)	Extr.	37,04−58,77	41,73−48,87	—
	$\bar{x}\pm s$	47,24± 4,77	45,11± 2,34	—
	n	56	6	—
Supranasalia getrennt durch Internasalia	%	86,21	76,00	90,00
	n	50	130	90
Supranasalia ungetrennt	%	13,74	24,00	10,00
	n	8	41	10
Zahl der rechten Supralabialen	Extr.	8−12	8−12	7−10
	$\bar{x}\pm s$	9,41±0,92	9,02±?	8,44±?
	n	58	129	74
Zahl der rechten Sublabialen	Extr.	6−10	8−12	7−10
	$\bar{x}\pm s$	7,82±0,77	7,49±?	6,61±?
	n	58	129	75
Subdigitallamellen 1. Zehe hinten	Extr.	5−7	5−7	5−7
	$\bar{x}\pm s$	6,14±0,40	5,71±?	6,20±?
	n	58	138	142
Subdigitallamellen 4. Zehe hinten	Extr.	9−12	8−11	8−11
	$\bar{x}\pm s$	10,12±0,65	9,50±?	9,57±?
	n	57	137	144
Präanalporen beim ♂	Extr.	5−8	4−9	5−9
	$\bar{x}\pm s$	6,38±0,78	5,88±?	6,82±?
	n	16	68	58

* nach Lanza (1978)

der KRL) deutlich größer als bei Tieren aus dem Hochgebirge (Sana'a 44,9 %) und der Gebirgstihama (Bajil 43,6 %). Die relative Kopfbreite ist in Sana'a mit 78,8 % der KL am höchsten und in Hodeidah mit 68,3 % am niedrigsten; dagegen erreicht die Kopfbreite in beiden Populationen nur durchschnittlich 43,5 bzw. 43,4 % der KRL. Bei den beiden Populationen aus Zabid und Bajil ist der Kopf deutlich höher (49,4 % bzw. 47,4 % der KRL) als bei den übrigen Populationen. Tiere aus Zabid zeichnen sich durch auffallend kleinere Dorsal- und Ventralschuppen aus, so daß deren Zahl gegenüber der anderen Population auf einer Standardmeßlinie in der Rumpfmitte stark erhöht ist. Der höchste Durchschnittswert an Supralabialen tritt in Sana'a (9,4/9,4) auf, das untere Extrem bei Tieren aus Hodeidah (8,7/8,7).

Bei allen untersuchten Exemplaren aus Hodeidah stimmt die Anzahl der rechten und linken Supralabialen überein, in Zabid bei 60,5 % der Tiere; der Anteil der Halbfinger mit beiderseits gleicher Supralabialenzahl beträgt bei Populationen aus Bajil nur noch 43,5 %; bei allen Tieren aus Sana'a ergeben sich Unterschiede in der Anzahl von rechten und linken Supralabialen. Auch treten in Sana'a und Hodeidah die höchsten bzw. die niedrigsten Zahlen an Sublabialen auf. Bis auf die Population aus Bajil (58,5 % der Individuen weisen rechts und links ungleiche Sublabialenzahl auf) ist in den übrigen Gebieten das Verhältnis zwischen den beiden möglichen Gruppen ausgeglichen.

In Hodeidah besitzen 100 % der Tiere internasale Granulae, in Bajil 91,3 % und in Zabid und Sana'a je 75 %. Bei allen untersuchten Populationen überwiegt der Anteil der Tiere, bei denen das erste Submaxillare in direktem Kontakt zur 1. und 2. Sublabiale steht.

Die Zahl der Lamellen unter den Zehen des Hinterfußes ist mit Mittelwerten von 6,5 für die 1. bzw. mit 11,0 für die 4. Zehe in Sana'a am höchsten und in Hodeidah mit Werten von 6,00 (1. Zehe) und 9,5 (4. Zehe) am geringsten.

Die größten Unterschiede in der Beschuppung und der Proportion ergeben sich somit zwischen den küstennahen Populationen von Hodeidah und der Hochgebirgsform aus Sana'a. Zusätzliche Differenzen liegen in dem Zeitraum der Fortpflanzung (vgl. Kapitel Ökologie).

Merkmalsvariation zwischen jemenitischen, ostafrikanischen* und europäischen* *H. turcicus* Populationen (* nach Lanza 1978): In den Körperproportionen herrscht weitgehende Übereinstimmung zwischen jemenitischen und ostafrikanischen Populationen. Bei 90 % der von Lanza untersuchten *H. turcicus* aus Europa waren rechtes und linkes Supranasale durch Granulae getrennt; bei jemenitischen Populationen stimmt die Trennungsrate mit 86,5 % mit diesem Wert fast überein, für Tiere aus Ostafrika beträgt sie 76 %. Die Zahl der Labialen ist im Jemen am höchsten, in Ostafrika nur leicht niedriger und in Europa deutlich geringer. Unter der 1. Zehe des hinteren Fußes findet man im Jemen im Mittel 6,1 Lamellen, in Europa 6,2 und in Ostafrika 5,7. Die 4. Zehe trägt durchschnittlich in Ostafrika 9,5, in Europa 9,6 und im Jemen 10,1 Lamellen.

Bei der Zahl der Präanalporen der ♂ nehmen jemenitische Tiere mit 6,4 eine intermediäre Stellung zwischen den europäischen (6,8) und den ostafrikanischen (5,9) Populationen ein.

Dieser Überblick (vgl. auch Tabelle 2) demonstriert für die meisten Merkmale der jemenitischen Tiere eine mittlere Stellung zwischen Europa und Ostafrika. Während Lanza (1978) *parkeri* auf Grund seines kleineren Habitus, seiner in der Regel kleineren Dorsaltuberkel und der meist längeren Postmentalia, die häufig Kontakt zum 2. Sublabialschild haben, von *H. turcicus* als Art abgrenzt, verweist Arnold (1980) auf die große Variabilität dieser Merkmale. Auch die Frage, ob es in der ägyptischen Übergangsregion zwischen beiden Formen zur Vermischung kommt, ist bis heute nicht geklärt. Es empfiehlt sich daher, bis zu einer endgültigen Abklärung dieser Statusfrage die Form *parkeri* als Subspecies von *H. turcicus* zu behandeln.

Ökologie: *H. turcicus parkeri* lebt im Jemen vorwiegend als Kulturfolger an Bauwerken wie Häusern, Brücken und Unterführungen. So fanden wir östlich von Bajil eine große Population bei einem freistehenden Funduk (arab. Hotel), wo sich die Tiere vorzugsweise an den Außenwänden aufhielten. Dabei wird keine besondere Höhe bevorzugt; sowohl in unmittelbarer Bodennähe als auch 5 m über der Erde waren Tiere anzutreffen. Mit Anbruch der Dämmerung verließen die ersten Halbfinger ihre Verstecke in Maueröffnungen, Spalten und Fugen von Fensterrahmen. Ein Aktivitätsmaximum wurde zwischen 21.00 Uhr und 1.00 Uhr beobachtet. Einzelne Tiere verließen dabei ihre eigentlichen Reviere und suchten sogar abgestellte PKW's nach Futtertieren ab. Unweit dieses Funduk wurden an einem freistehenden Laternenmast mehrfach alle Tiere weggefangen. Nach zwei Wochen fanden sich bereits 3 neue *H. turcicus* an diesem Platz ein. Dies zeigt, daß einzelne Tiere bis zu 30 m um das Gebäude herum wanderten. Dieser Gecko zeigte keine Scheu, den Boden aufzusuchen. Bei Annäherung sprangen viele Tiere auf die Erde und suchten dort Schutz unter losen Steinen, Schutt und Pflanzenresten.

In niedrigen Straßenunterführungen war die Art häufig anzutreffen. Teilweise lebte sie dort ohne Versteckmöglichkeiten, oft fanden wir sie auch in Verschalungsfugen oder in Papierresten. Hier legten die ♀ auch häufig ihre Eier gemeinsam ab. Von Januar bis Ende März war immer ein Teil der weiblichen Tiere trächtig. Nach Terrarienbeobachtungen besteht ein Gelege meist aus 2 Eiern, vereinzelt wurden aber nur eins oder drei abgelegt.

Auch bei Tieren aus hochgelegenen Populationen (Sada, Sana'a) lag der Aktivitätsgipfel in den ersten Nachtstunden, obwohl die Temperaturen im Februar und März bis auf +12 °C abfielen. Am Tage konnten keine Halbfinger beobachtet werden. Von den ♀ aus den beiden genannten Fundorten war zudem keines trächtig; d. h. die Fortpflanzungsperiode fällt hier wahrscheinlich in die Sommermonate.

Tabelle 3: *Hemidactylus yerburii:* Geographische Variabilität (verändert nach Arnold 1980).

	Maximale KRL	Femoralporen beim ♂	Dunkle Bänder auf Schwanzoberseite	n
Nord Jemen (eigene Werte)	75	11—17	11—13	43
	66	10—12	11	3
Asir	71	9—14	11—13	17
Aden	67	12—18	11—13	12
Hadramaut	57	5— 6	wenige?	4
Wadi Sayq, Khadrafi, Salalah	74	6—10	10—14	16
Ayun, Thamarit	54	5— 6	7— 9	13
Wadi Raykhut	66	6	9—14	10
Somalia (Lanza 1978)	62	4— 8		58

Hemidactylus yerburii Anderson, 1895

Diagnose: *H. yerburii* ist ein mittelgroßer, kräftiger Halbfinger mit Kopf-Rumpf-Längen bis zu 75 mm, 12—18 longitudinalen Dorsaltuberkelreihen und 9—13 Supra- bzw. 7—9 Sublabialen. Der Rückenbereich ist von grauer bis grau-brauner Grundfarbe, ebenso der Schwanz, der oberseits dunkle Pigmentflecken trägt.

Artverbreitung: Die Art besiedelt das nördliche Somalia sowie Südarabien vom Südwesten Saudi-Arabiens über den Nord- und Süd-Jemen ostwärts bis nach Dhofar in Oman (Arnold 1980, Lanza 1978, Loveridge 1941).

Fundorte im Jemen (Abb. 1): 7 km südlich Ad Dimnah (ZFMK 43353—43379); 9 km südlich Ad Dimnah (ZFMK 43380—43384); Damt (ZFMK 43385—43387, 43392); Wadi Mawza (ZFMK 43388); Rada (ZFMK 43389, 43390); Hadja (ZFMK 43391); 7 km nördlich Taiz (ZFMK 43393—43396).

Merkmalsvariationen in jemenitischen Populationen: Bei allen Tieren mit intaktem Schwanz ist dieser etwas länger als das Kopf-Rumpf-Maß; der Kopfanteil an dieser Länge beträgt etwa 30 %, der Anteil des Rumpfes (Distanz zwischen den beiden Beinpaaren) etwa 45 %. Individuen aus Taiz und Damt haben anscheinend eine etwas geringere Kopfbreite, doch ist mit dem geringen Material keine eindeutige Aussage möglich. Dies gilt auch für die Werte der Dorsalia und Ventralia, die alle in den Variationsbereich von Tieren aus Ad Dimnah fallen. Bei Halbfingern aus Damt wurden für die Supranasalia etwas höhere Werte (11/10,5) ermittelt als für solche aus Ad Dimnah (10,5/10,4) und Taiz (9,75/9,75). Bei letzteren stimmen rechte und linke Supralabialenzahl bei allen untersuchten Tieren überein, während dies nur für 50 % der

Tabelle 4: *Hemidactylus yerburii:* Vergleich jemenitischer und ostafrikanischer Populationen.

		H. yerburii Jemen	*H. yerburii* Ostafrika*
relative SchL (in % der KRL + SchL)	Extr.	50,38−55,00	50,55−54,84
	$\bar{x}\pm s$	52,00± 1,17	52,40± 1,58
	n	21	6
relative Rumpflänge (BB in % der KRL)	Extr.	42,00−50,00	40,46−44,07
	$\bar{x}\pm s$	45,00± 3,07	42,50± 1,58
	n	41	10
relative KBr (in % der KL)	Extr.	66,67−87,50	71,10−80,00
	$\bar{x}\pm s$	76,10± 5,01	73,58± 3,23
	n	41	7
relative KH (in % der KL)	Extr.	31,25−45,00	40,46−50,00
	$\bar{x}\pm s$	37,96± 3,23	43,83± 3,46
	n	41	7
relative KL (in % der KRL)	Extr.	24,49−32,00	27,17−30,00
	$\bar{x}\pm s$	28,67± 1,18	28,47± 0,81
	n	41	7
Supranasalia getrennt durch Internasalia	%	80,95	78,00
	n	34	18
Supranasalia ungetrennt	%	19,5	22,00
	n	8	22
Zahl der rechten Supralabialen	Extr.	9−12	10−13
	$\bar{x}\pm s$	10,45± 0,72	10,92±?
	n	43	41
Zahl der rechten Sublabialen	Extr.	7−9	7−9
	$\bar{x}\pm s$	7,86±0,69	7,80±?
	n	43	41
Subdigitallamellen 1. Zehe hinten	Extr.	6−8	5−7
	$\bar{x}\pm s$	6,95±0,37	6,41±?
	n	43	43
Subdigitallamellen 4. Zehe hinten	Extr.	9−13	9−11
	$\bar{x}\pm s$	10,70± 0,62	10,30±?
	n	43	43
Präanalporen beim ♂	Extr.	11−17	4−8
	$\bar{x}\pm s$	14,25± 2,00	6,04±?
	n	43	39
Ventralia auf 5 mm	Extr.	7−14	9−14
	$\bar{x}\pm s$	10,67± 2,41	11,06±?
	n	43	39

* nach Lanza (1978)

Tiere aus Damt und 34,4 % der Individuen aus Ad Dimnah zutrifft. Auffällig abweichend sind die Verhältnisse bei den Sublabialen: ihre Zahl ist in Ad Dimnah am höchsten (8,0/7,9) und in Damt am niedrigsten. In Taiz und Damt entsprechen die Übereinstimmungswerte zwischen rechter und linker Maulseite den für die Supralabialen ermittelten Werten, während sich in Ad Dimnah mit 62,5 % Übereinstimmung ein anderes Bild zeigt.

In allen untersuchten Populationen überwiegt die Zahl der Tiere, deren Nasalschilder durch Internasalia getrennt werden. Ihr Anteil beträgt in Taiz 100 %, in Ad Dimnah 78,1 % und in Damt 75 %.

Während bei der Hälfte des untersuchten Materials aus Taiz und Damt die erste Maxillare den 1. und 2. Sublabialschild berührt, trifft dies auf 90 % der Tiere aus Ad Dimnah zu.

Im Mittel trägt die 1. Zehe des rechten Hinterfußes in Taiz 7,8, in Ad Dimnah 6,8 und in Damt 7,5 Lamellen. Auch in der Zahl der Subdigitallamellen der 4. Zehe liegt der Mittelwert für Damt mit 11,5 am höchsten, gefolgt von Taiz mit 10,75 und Ad Dimnah mit 10,7.

Merkmalsvariation innerhalb des Verbreitungsgebietes: Für weite Teile des Verbreitungsgebietes liegen bisher keine größeren Untersuchungen über Körpermaße und Beschuppung vor. 1978 untersuchte Lanza ostafrikanische Populationen; einen ersten Vergleich, zum Teil beruhend auf der Auswertung von nur wenigen Exemplaren, lieferte Arnold (1980).

Erwartungsgemäß ergibt sich aus dem Vergleich von Arnolds Daten mit den eigenen Werten eine starke Übereinstimmung der Geckos aus dem südlichen Teil des Nordjemens mit Tieren aus Aden. Der Fundort Ad Dimnah, von dem der größte Teil des untersuchten Materials stammt, liegt nur 120 km von der südjemenitischen Hauptstadt entfernt.

Die bisher umfangreichste Serie von *H. yerburii* stammt aus Somalia (Lanza 1978). Ein Vergleich (Tab. 4) zeigt, daß jemenitische Tiere durchschnittlich einen etwas breiteren und höheren Kopf besitzen, zudem ist bei ihnen die Distanz zwischen den Beinpaaren relativ länger.

Die Zahl der Supralabialen erscheint dagegen in Somalia im Durchschnitt etwas höher (10,9) zu liegen als im Jemen (10,4); die Zahl der Sublabialen ist annähernd gleich.

Ostafrikanische Halbfinger dieser Art tragen 5—7 (Mittelwert 6,4) Lamellen unter der 1. Zehe des Hinterfußes, jemenitische hingegen 6—8 (Mittelwert 6,95). Die Zahl der Lamellen der 4. Zehe liegt in Somalia zwischen 9—11 (Mittelwert 10,3) und im Jemen zwischen 9—13 (Mittelwert 10,7). Es ergeben sich also für jemenitische *H. yerburii* für beide aufgeführten Lamellenzahlen leicht erhöhte Werte. Anhand des Ventraliamaßes (auf einer Länge von 5 mm in der Rumpfmitte gemessen) lassen sich, im Gegensatz zu den untersuchten Tieren von der Arabischen Halbinsel, kleinere Bauchschuppen bei somalischen Exemplaren feststellen.

Auffallend ist der Unterschied in der Zahl der Femoralporen. Jemenitische Halbfinger besitzen zwischen 11—17 (Mittelwert 14,25) und ostafrikanische zwischen 4—8 dieser Sekretdrüsen. Auf Grund dieser Tatsache beschrieb Lanza die ostafrikanische Unterart *H. y. pauciporosus*. Arnold berichtete (vgl. Tab. 3) vom Auftreten beider Formen aus dem Oman. Auffallend ist, daß in dem Gebiet um Aden mit bis zu 18 Femoralporen ein Maximum erreicht wird, während die Zahl aus dem westlichen

(Somalia) und östlichen (Dhofar) Verbreitungsgebiet geringer ist. Da in Dhofar beide Formen vertreten sind, erscheint die Subspecies-Einteilung nach Lanza fragwürdig, doch bleiben hier eingehendere Untersuchungen abzuwarten.

Ökologie: Bei Ad Dimnah wurde *H. yerburii* in mehreren großen Populationen unter kleinen Straßenbrücken, die zur Regenzeit das Wasser der Nebenläufe des Wadi Tuban passieren lassen und im Beobachtungszeitraum trocken lagen, gefunden. Diese Unterführungen bestehen aus glattem Beton mit 30—40 cm tiefen Löchern von 2—3 cm Durchmesser, die beim Bau die Verschalungsträger aufnahmen. Heute bieten sie der Art ideale Unterschlupfmöglichkeiten. Es ist möglich, den Populationsumfang unter einem solchen Bauwerk abzuschätzen, da fast jedes dieser Löcher von einem Tier bewohnt wird. Zusätzlich bietet dieser Lebensraum ein gutes Nahrungsangebot, da diese Unterführungen als Toilettenersatz benutzt werden, so daß sich immer reichlich Insekten einfinden.

Von Januar bis März war ein Teil der weiblichen Tiere trächtig; nach Terrarienbeobachtungen besteht ein Gelege immer aus zwei Eiern. Bei den oben beschriebenen Populationen konnten in den Außenbereichen der Brücken von mehreren ♀ gemeinsam benutzte Eiablageplätze gefunden werden. Es handelt sich hierbei ebenfalls um einige der oben erwähnten kleinen Betonröhren, die oftmals bis zu 20 cm Tiefe dicht mit Eierschalenresten und frischen Gelegen gefüllt waren. In der Regel befanden sie sich an sonnenexponierten Orten.

Auch die Population von Taiz bewohnte eine solche Brücke; dagegen verbargen sich die Tiere aus Damt, Wadi Mawza und Rada tagsüber in schmalen Felsspalten. Das Exemplar aus Hadja wurde um 22.00 Uhr an einer Akazie etwa 1,5 m über dem Boden gefangen.

Zusammenfassende Erörterung des zoogeographischen Status der besprochenen Geckoarten

Aus zoogeographischer Sicht zählt die Arabische Republik Jemen zur Äthiopis (Illies 1971, Banarescu 1978, Müller 1980). Auf Grund der vielfältigen unterschiedlichen Lebensräume, die sich aus der starken naturräumlichen Gliederung des Landes ergeben, finden sich aber auch Tier- und Pflanzenarten, die der Paläarktis oder der Orientalis zuzuordnen sind (Deil & Müller-Hohenstein 1983). Als Beispiele hierfür können die überwiegend nachtaktiven Geckos der Gattungen *Hemidactylus* und *Ptyodactylus* gelten. So ist *H. yerburii* mit seinem nordost-afrikanischen und südwest-arabischen Verbreitungsgebiet als Vertreter der Äthiopis anzusprechen. Der taxonomische Status von *H. turcicus parkeri* ist noch nicht endgültig geklärt; auf Grund seiner engen verwandtschaftlichen Beziehung zum mediterranen *H. turcicus turcicus* läßt sich die Form aber dem paläarktischen Kreis zurechnen. Bei *H. flaviviridis* mit Verbreitungsschwerpunkt zwischen Irak und Indien hingegen handelt es sich um eine Species der Orientalis. Die Gattung *Ptyodactylus* wurde im Nordjemen mit *P. hasselquistii* angetroffen. Diese Art gehört zu dem Verbreitungstyp, der Teile des nordafrikanischen Übergangsgebietes zwischen Paläarktis und Paläotropis sowie Teile Arabiens umfaßt.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn Dr. W. Böhme, Bonn.

Zusammenfassung

Während einer herpetologischen Forschungsreise in die Arabische Republik Jemen konnten *Ptyodactylus hasselquistii* und 3 Arten der ebenfalls überwiegend nachtaktiven Gattung *Hemidactylus* (*H. yerburii, H. turcicus parkeri, H. flaviviridis*) beobachtet und gesammelt werden. *Ptyodactylus hasselquistii* besiedelt weite Bereiche der Tihama und Gebirgstihama. Bei dieser Form fallen bei einigen Beschuppungsmerkmalen deutliche Unterschiede zu anderen arabischen Populationen auf. Die Verbreitung von *Hemidactylus flaviviridis* ist im Nordjemen auf den unmittelbaren Küstenbereich in Hafennähe beschränkt. Dies legt die Vermutung einer Einschleppung nahe. *Hemidactylus turcicus parkeri* ist über den gesamten Nordjemen von der Tihama bis ins innerjemenitische Hochland verbreitet. Häufig tritt die Art als Kulturfolger auf. Auffallend sind größere Merkmalsunterschiede zwischen Küsten- und Gebirgspopulationen. *Hemidactylus yerburii* besiedelt den Südwesten Arabiens und weite Teile Somalias. Jemenitische Populationen lassen sich eindeutig der Nominatform zurechnen. Hingegen tritt im Oman neben dieser auch die afrikanische Subspecies *H. yerburii pauciporosus* aus. Der zoogeographische Status der besprochenen Geckoarten wird kurz erörtert.

Schriften

Arnold, E. N. (1980): The reptiles and amphibians of Dhofar, southern Arabia. — J. Oman Stud. Spec. Rep. 2: 273—332.

Basoglu, P. & N. Boscain (1978): Biogeographie. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Deil, V. & K. Müller-Hohenstein (1983): Zur Pflanzenwelt des Jemens — am Beispiel sukkulenter Euphorbien. — Jemen Report — Mitt. der Deutsch. Ges. 14, 2: 12—16.

Fritz, J. P. (1985): Zur Kenntnis der Reptilienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit, Universität Hohenheim, unveröffentlicht.

— & F. Schütte (1987a): Zur Biologie jemenitischer *Chamaeleo calyptratus* Duméril und Dumeril 1851, mit einigen Anmerkungen zum systematischen Status. — Salamandra 23: 17—25.

— & — (1987b): Geckos der Gattung *Pristurus* Rüppell 1835, aus der Arabischen Republik Jemen. — Bonn. zool. Beitr. 38: 47—57.

Heimes, P. (1982): Untersuchungen zur Systematik der Fächerfinger (Gattung *Ptyodactylus*, Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Diplomarbeit, Universität Marburg, unveröffentlicht.

Illies, J. (1971): Einführung in die Tiergeographie. — UTB Gustav Fischer, Stuttgart.

Lanza, B. (1978): On some new or interesting East African amphibians and reptiles. — Monitore Zool. Ital. 14 (Suppl.): 229—297.

Loveridge, A. (1941): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. 98: 1—469.

Mahendra, B. C. (1935a): On the peculiar apertures in the vertebral centre of *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell. — Current Science Bangalore 4: 34.

— (1935b): Sexual dimorphism in the Indian house-gekko *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell. — Proc. Indian Ac. Sci. 4: 250—281.

— (1936): Contributions to the bionomics, anatomy, reproduction and development of the Indian house-gekko *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell Part I. — Proc. Indian Ac. Sci. 4: 250—281.

— (1941): Contributions to the bionomics, anatomy, reproduction and development of the Indian house-gekko *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell Part II, the problem of locomotion. — Proc. Indian Ac. Sci. 13: 288—306.

— (1942): Contributions to the bionomics, anatomy, reproduction and development of the Indian house-gekko *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell Part III, the heart and venous system. — Proc. Indian Ac. Sci. 15: 231—252.

Moreau, P. (1966): The birds of Africa and its islands. — Academic Press, London.

Müller, P. (1980): Biogeographie. — Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.

Salvador, A. (1982): *Hemidactylus turcicus* — Europäischer Halbfinger. In: Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas (Hrsg. W. Böhme). Akademische Verlagsgesellschaft Wiesbaden, S. 84—107.

Schleich, H. H. (1977): Distribution maps of the reptiles of Iran. — Herpetol. Review 8: 126—129.

Schütte, F. (1986): Zur Kenntnis der Amphibienfauna der Arabischen Republik Jemen. — Diplomarbeit, Universität Hohenheim, unveröffentlicht.

Seshardi, C. (1956): Urinary excretion in the Indian house lizard *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell. — J. Zool. Soc. India 8: 63—78.

J. P. Fritz, Walbrunnenstr. 6, 7000 Stuttgart 70; F. Schütte, Lannesdorfer Str. 16, 5300 Bonn 2.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 38	H. 2	S. 129—146	Bonn, Juli 1987

Verzeichnis der Meeres-Nemertinen (Nemertini) von den iberischen Küsten und den angrenzenden Meeren

José Ignacio Saiz Salinas

Abstract. A checklist of the marine nemerteans (Nemertini) of the Iberian coasts and adjacent seas is presented, including full references and distribution maps for all species recorded from this region.

Key words. Nemertini, checklist, Iberian coasts and seas.

Einleitung

Abgesehen von den Resultaten der französischen Naturforscher ist der Nemertinenfauna der südwestlichen Küste Europas und nordwestlichen Küste Afrikas sehr wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. Die 136 Arten in 40 Gattungen, die in dieser Arbeit behandelt werden, sind hier mit allen in der Literatur gemeldeten Fundorten aus den iberischen und angrenzenden Meeren berücksichtigt. Dafür wurden die jährlichen Revisionen des „Zoological Record", „Bulletin Signaletique" und die entsprechenden des „Zoologischen Jahresberichtes" sowie das Gesamtverzeichnis der Literatur über die Nemertinen von Friedrich (1965, 1969) nachgeschlagen. Das untersuchte Gebiet entspricht einem Teil des westlichen Mittelmeeres nach Osten bis 5 ° ö. L. und dem Teil zwischen 25 ° n. Br. und 50 ° n. Br. des Atlantischen Ozeans. Die Nachbargebiete der iberischen Küsten sind auch einbezogen worden, da sich manche noch nicht gefundenen Arten auch hier mit großer Wahrscheinlichkeit nachweisen lassen werden. Das Verzeichnis der Arten und der Artikel ist alphabetisch geordnet. Die mit einem Sternchen bezeichneten Artnamen sind in der Literatur als unsichere Arten angeführt worden. Das angewandte System der Klassifikation entspricht dem, das von Gibson (1982b) vorgeschlagen wurde. Die Ziffern, die rechts der Artnamen stehen, bezeichnen die jeweilige Publikation, die den Nachweis enthält. Die Verbreitung aller angeführten Arten ist den Karten 1—2 zu entnehmen. In Klammern gesetzt sind die Fundorte der Arten, die in der Literatur ungenau angegeben wurden.

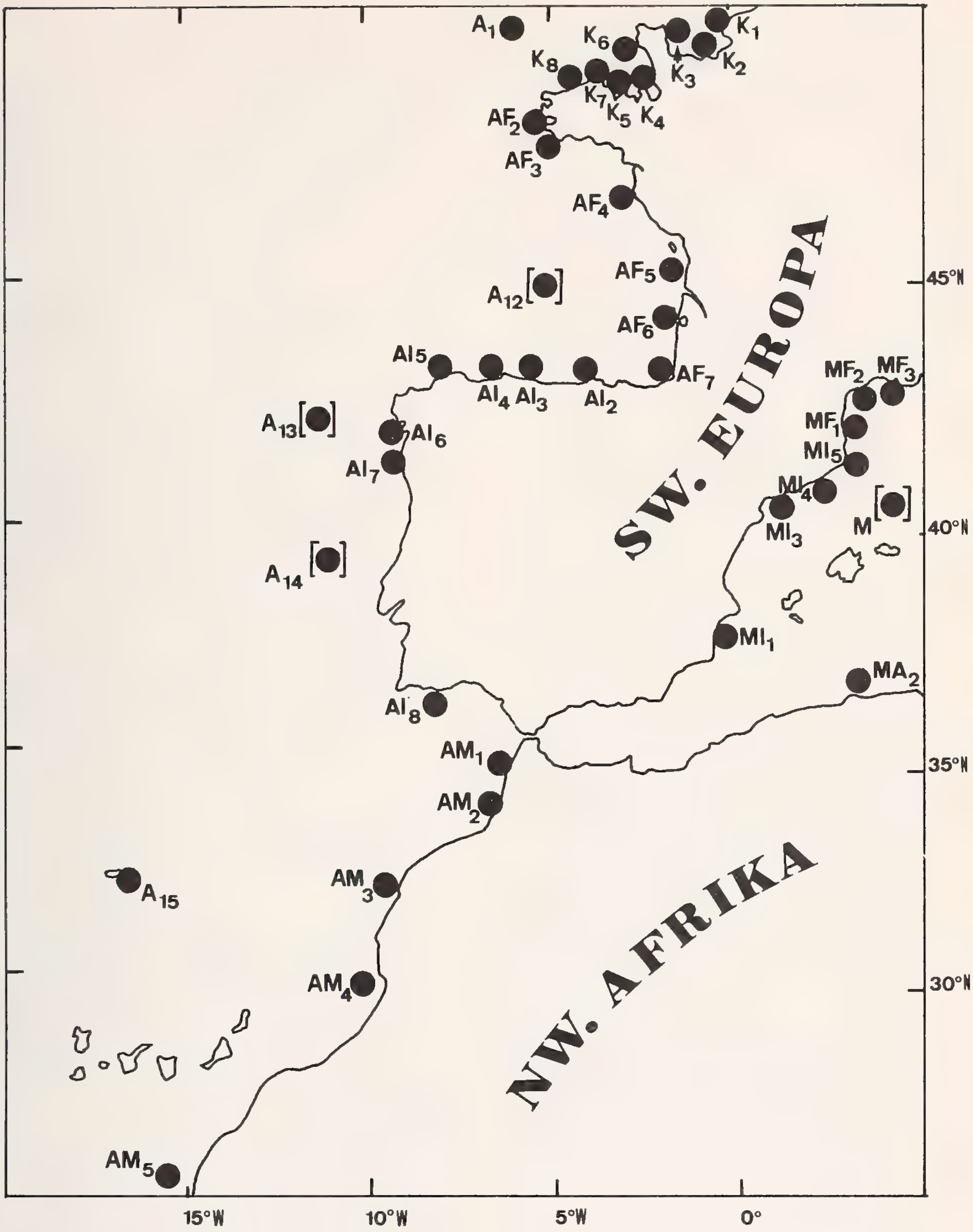
Im Ganzen erhebt die vorliegende Literaturkompilation nur den Anspruch, als ein Arbeitsinstrument für die Durchführung von weiteren Forschungsarbeiten über die Nemertinenfauna dieses Gebietes zu dienen.

Verzeichnis der Arten	**Nummern der Zitate**
Stamm NEMERTINI Cuvier, 1847.	
Klasse ANOPLA Schultze, 1851.	
Ordnung PALAEONEMERTEA Hubrecht, 1879.	
Familie CEPHALOTHRICIDAE McIntosh, 1873–74.	
Gattung *Cephalothrix* Oersted, 1844.	
1. *C. atlantica* Gerner, 1969.	55 90.
2. *C. linearis* (Rathke, 1779).	01 10 20 22 29 41 55 58 64 75 78 79 80 81 82 84 90 94 95? 113 129 130 145 148.
3. *C. mediterranea* Gerner, 1969.	55 90.
4. *C. rufifrons* (Johnston, 1837).	01 07 20 22 41 42? 49 60 64 65 69 79 80 84 91? 92? 95? 112 120 130 148.
5. *Cephalothrix* sp.	67.
6. *C. viridis* Chapuis, 1886.*	22 29 79 80 148.
Gattung *Procephalothrix* Wijnhoff, 1912.	
7. *P. filiformis* (Johnston, 1828–29).	60 95 148.
Familie TUBULANIDAE McIntosh, 1873–74.	
Gattung *Carinina* Hubrecht, 1887.	
8. *C. burgeri* Joubin, 1902.	81 82.
Gattung *Tubulanus* Renier, 1804.	
9. *T. annulatus* (Montagu, 1804).	01 07 20 22 29 41 52 60 64 75 78 79 80 95 120 121 130.
10. *T. banyulensis* (Joubin, 1890).	01 20 22 52 64 79 80 97 121 130.
11. *T. inexpectata* (Hubrecht, 1880).	29 80.
12. *T. linearis* (McIntosh, 1873–74).	20 22 57 58 75 80.
13. *T. nothus* (Bürger, 1892).	64.
14. *T. polymorphus* Renier, 1804.	01 20 22 29 41 42 44 52 60 64 78 79 80 91 92 120 129 130.
15. *Tubulanus* sp.	71 72 88.
16. *T. superbus* (Kölliker, 1845).	20 22 42 52 64 69 91 92 123.
Ordnung HETERONEMERTEA Bürger, 1892.	
Familie BASEODISCIDAE Bürger, 1897–1907.	
Gattung *Baseodiscus* Diesing, 1850.	
17. *B. abyssorum* Joubin, 1902.	81 82.
18. *B. delineatus* (Delle Chiaje, 1825).	01 20 22 79 80 97 123 130.
19. *B. filholi* Joubin, 1902.	81 82.
20. *Baseodiscus* sp.	22 42 81 82.
21. *B.? caeca* Chapuis, 1886.*	22 29 144.
22. *B.? xantophila* Giard, 1888.*	22 31 57 80.
Familie LINEIDAE McIntosh, 1873–74.	
Gattung *Cerebratulus* Renier, 1804.	
23. *C. aerugatus* Bürger, 1804.	15.
24. *C. fuscus* (McIntosh, 1873–74).	01 20 22 26 29 41 52 57 58 60 64 75 79 80 93 111 113 120 130.
25. *C. erythrorochma* (Vaillant).	81 82.
26. *C. hepaticus* Hubrecht, 1879.	01 20 22 29 52 64 79 80 96 97 129 130 144.
27. *C. joubini* Bürger, 1892.	64.

28.	*C. marginatus* Renier, 1803.	01 03 07 16 20 22 23 26 27 29 38 41 44 52 56 64 70 75 77 78 79 80 91 92 94 108 109 110 111 123 124 126 128 129 130.
29.	*C. modestus* Chapuis, 1886.*	22 29 52 64 79 80 144.
30.	*C. pantherinus* Hubrecht, 1879.	20 22 79 80.
31.	*C. roseus* (Delle Chiaje, 1841).	22 29 52 64 80 94 130.
32.	*Cerebratulus* sp.	04 05 06 07 50 55 81 82 99 116 146.
	Gattung *Diplopleura* Stimpson, 1857.	
33.	*D. formosa* (Hubrecht, 1879).	01 20 22 41 78 79 80 130.
	Gattung *Euborlasia* Vaillant, 1890.	
34.	*E. elizabethae* (McIntosh, 1873—74).	01 20 22 41 60 78 79 80 113? 123 129 130 139 144 145.
	Gattung *Lineus* Sowerby, 1806.	
35.	*L. alienus* Bürger, 1895.	76.
36.	*L. bilineatus* (Renier, 1804).	01 07 20 22 29 41 52 58 59 60 64 69 75 78 79 80 91 92 94 95 125 130 144.
37.	*L. geniculatus* Delle Chiaje, 1828.	01 20 22 24 41 79 80 130 131.
38.	*L. grubei* (Hubrecht, 1879).	01 41 94 130.
39.	*L. hubrechti* (Langerhans, 1880).	22 94.
40.	*L. lacteus* (Rathke, 1843).	01 07 08 20 22 29 41 52 60 64 65 75 78 79 80 114 117 129 130 137.
41.	*L. longissimus* (Gunnerus, 1770).	01 07 08 14 20 22 29 41 42 44 46 48 51 52 58 60 64 69 75 78 79 80 87 91 92 95 120 125 128 130 135 141 144.
42.	*L. mcintoshii* (Lagerhans, 1880).	22 94.
43.	*L. nigricans* Bürger, 1892.	49.
44.	*L. pseudolacteus* Gontcharoff, 1951.	63 64 65 117.
45.	*L. purpureus* (Johnston, 1837).	22 52 68.
46.	*L. ruber* (Müller, 1774).	01 02 05 06 09 20 22 29 41 42 46 48 52 58 60 63 64 65 67 69 75 78 79 80 86 91 92 94 95 112 113 117 119 120 127 129 130 140 141 144.
47.	*L. sanguineus* (Rathke, 1779).	15 29 44 48 63 64 65 84 95 117 144.
48.	*Lineus* sp.	04 22 40 81 82 136.
49.	*L. variegatus* Chapuis, 1886.*	22 29 52 64 79 80 130.
50.	*L. viridis* (Müller, 1774).	07 08 15 60 63 64 65 117.
	Gattung *Micrura* Ehrenberg, 1831.	
51.	*M. aurantiaca* (Grube, 1855).	01 20 22 41 52 58 60 64 75 78 79 80 88 97 98 113 120 121 129 130.
52.	*M. fasciolata* Ehrenberg, 1831.	01 20 22 29 41 52 64 75 79 80 97 115 120 129 130.
53.	*M. follini* Joubin, 1902.	81 82.
54.	*M. lactea* (Hubrecht, 1879).	20 22 29 52 64 75 79 80 97 138 144.
55.	*M. purpurea* (Dalyell, 1853).	20 22 29 41 64 75 78 79 80 97 115 130.
56.	*Micrura*? sp.?	81 82.
57.	*M. tristis* (Hubrecht, 1879).	20 22 79 80 129 130.
	Gattung *Poliopsis* Joubin, 1890.	
58.	*P. lacazei* Joubin, 1890.	01 20 22 41 75 78 79 80 97 112 130.
	Gattung *Valencinia* De Quatrefages, 1846.	
59.	*V. dubia* De Quatrefages, 1846.*	22 42.
60.	*V. longirostris* De Quatrefages, 1846.	01 20 22 41 42 60 75 78 79 80 91 92 94 130 144.

Tabelle 1: Die Abkürzungen, die rechts neben den Artnamen stehen, bezeichnen die Fundorte (s. Karte 1) der aufgesammelten Nemertinenarten. Ihre Erklärungen sind wie folgt: K: Der Kanal. A: Atlantischer Ozean. AF: Atlantische Küste Frankreichs. AI: Atlantische Küste der iberischen Halbinsel. MI: Mediterrane Küste der iberischen Halbinsel. MA: Mediterrane Küste Afrikas. AM: Atlantische Küste Marokkos. MF: Mediterrane Küste Frankreichs. M: Mittelmeer.

C. atlantica	AF6.	*Cerebratulus* sp.	A12 AF6 AI6 AI7 MF3.
C. linearis	K1 K3 K4 K5 K7 K8 A18	*D. formosa*	MF1.
	AF7 MF1.	*E. elizabethae*	K6 A13 MF1 MF3.
C. mediterranea	MF1.	*L. alienus*	K1.
C. rufifrons	K3 K4 K5 K6 K7 A17	*L. bilineatus*	K1 K2 K3 K4 K6 K8 AI3
	MF1 MF2.		MF1.
Cephalothrix sp.	MF3.	*L. geniculatus*	MF1 MI1 MI2 MI3 MI4.
C. viridis	K8.	*L. grubei*	A18.
P. filiformis	K3 K4.	*L. hubrechti*	A18.
C. burgeri	AF7.	*L. lacteus*	K1 K8 A1 AI7 MF1.
T. annulatus	K1 K4 K5 K6 K8 A14	*L. longissimus*	K1 K2 K3 K4 K5 K6 K8
	MF1.		A1 AF2 AF5 AF6 AI3
T. banyulensis	K8 MF1.		AI7 AM1 AM2 AM4.
T. inexpectata	K8.	*L. mcintoshii*	A18.
T. linearis	K1.	*L. nigricans*	MF2.
T. nothus	K8.	*L. pseudolacteus*	K8.
T. polymorphus	K4 K6 K8 AM2 MF1.	*L. purpureus*	K1.
Tubulanus sp.	MF1.	*L. ruber*	K2 K3 K4 K5 K6 K7 K8
T. superbus	K1 K3 K4 K5 K6 K8		A1 AF6 AI5 AI7 AM1
	MF1 MF3.		AM2 AM4 MF1 MF2.
B. abyssorum	AF7.	*L. sanguineus*	K2 K3 K6 K8 AM2 M1
B. delineatus	AI8 MF1 MF3.		MF1 MF3.
B. filholi	AM3.	*Lineus* sp.	AI6 AI7 M1 MF3.
Baseodiscus sp.	K4 AM5.	*L. variegatus*	K6 K8.
B.? caeca	K8.	*L. viridis*	K6 K8 AI7 MF1.
B.? xanthophila	*K1 AF3.*	*M. aurantiaca*	K1 K6 K8 AF7 AI4
C. aerugatus	K8.		MF1.
C. fuscus	K1 K3 K4 K6 K8 A14	*M. fasciolata*	K1 K4 K8 MF1.
	AI2 MF2.	*M. follini*	AM5.
C. erythrorochma	AF7.	*M. lactea*	K1 K8 MF1 MA2.
C. hepaticus	K8 MF1.	*M. purpurea*	K1 K5 K8 MF1.
C. joubini	K8.	*Micrura?* sp.?	AF7.
C. marginatus	K2 K6 K8 A18 AF2 AF4	*M. tristis*	MF1.
	AF6 AI2 AI3 AI7 AM2	*P. lacazei*	K1 MF1 MF2.
	MF1 MF2 MF3.	*V. dubia*	K4.
C. modestus	K8.	*V. longirostris*	K1 K4 K5 K6 MF1.
C. pantherinus	K8.	*L. ostrearium*	(K2).
C. roseus	K6 K8 A18 (MF2).	*M. asulcata*	K6.


A1
K6
K1
K2
K3
K8
K7
K5
K4
AF2
AF3
AF4
AF5
A12
AF6
AI5
AI4
AI3
AI2
AF7
MF2
MF3
MF1
MI5
A13
AI6
AI7
MI4
MI3
M
A14
MI1
MA2
AI8
AM1
AM2
AM3
AM4
AM5
A15
SW. EUROPA
NW. AFRIKA
45°N
40°N
35°N
30°N
15°W
10°W
5°W
0°

Karte 1: Verbreitung der PALAEONEMERTEA und HETERONEMERTEA im untersuchten Gebiet. Die Fundorte der Arten sowie die angewandten Abkürzungen wurden in Tabelle 1 erklärt.

Genera dubia	
Gattung *Lobilabrum* De Blainville, 1828.	
61. *L. ostrearium* De Blainville, 1828.*	22 37.
Gattung *Meckelia* Leuckart, 1828.	
62. *M. asulcata* McIntosh, 1873—74.*	60 113.
Klasse ENOPLA Schultze, 1851.	
Ordnung HOPLONEMERTEA Hubrecht, 1879.	
Unterordnung MONOSTILIFERA Brinkmann, 1917.	
Familie AMPHIPORIDAE McIntosh, 1873—74.	
Gattung *Amphiporus* Ehrenberg,1831.	
63. *A. bioculatus* McIntosh, 1873—74.	01 20 22 41 52 64 79 80 112 130.
64. *A. dissimulans* Riches, 1893.	60.
65. *A. dubius* Hubrecht, 1879.	01 20 22 41 79 80 94 129 130.
66. *A. hastatus* McIntosh, 1873—74.	20 22 52 79 80 130.
67. *A. julii* Giard, 1980.*	22 58 80.
68. *A. lactifloreus* (Johnston, 1827—28).	01 20 22 23 29 41 42 52 58 60 64 75 79 80 84 86 87 91 92 95 112 113 129 130 144.
69. *A. martyi* Oxner, 1907.	52 64 119 120.
70. *A. perrieri* Joubin, 1902.	81 82.
71. *A. sipunculus* Saint-Loup, 1886.*	22 139.
72. *Amphiporus* sp.	40 80 81 82.
73. *A. vaillanti* Joubin, 1902.	81 82.
Gattung *Duosnemertes* Friedrich, 1955.	
74. *D. marmoratus* (Hubrecht, 1879).	01 20 22 41 52 64 79? 80? 129 130.
Familie CARCINONEMERTIDAE Coe, 1940.	
Gattung *Carcinonemertes* Coe, 1902.	
75. *C. carcinophila* (Kölliker, 1845).	01 10 20 22 31 32 41 52 57 58 64 75 78 79 80.
Familie CRATENEMERTIDAE Friedrich, 1968.	
Gattung *Nipponnemertes* Friedrich, 1968.	
76. *N. pulcher* (Johnston, 1837).	01 20 22 29 41 52 58 60 64 75 79 80 95 97 130 144.
Familie EMPLECTONEMATIDAE Bürger, 1904.	
Gattung *Dichonemertes* Coe, 1938.	
77. *D.? hermaphroditica* (Keferstein, 1868).	22 80 85 100.
Gattung *Emplectonema* Stimpson, 1857.	
78. *E. duoni* (Joubin, 1890).	22 64 79 80 130.
79. *E. echinoderma* (Marion, 1873).	01 20 22 23 26 41 66 79 94 101 112 130.
80. *E. gracile* (Johnston, 1837).	01 20 22 29 41 42 45 52 64 69 78 79 80 86 91 92 94 95 111 112 120 130 136 144.
81. *E. neesii* (Oersted, 1843).	01 20 22 41 42 52 60 64 69 75 78 79 80 95 113 130 144.
82. *Emplectonema* sp.	73.
Gattung *Nemertes* Johnston, 1837.	
83. *N. antonina* (De Quatrefages, 1846).	01 20 22 41 79 80 112 130.

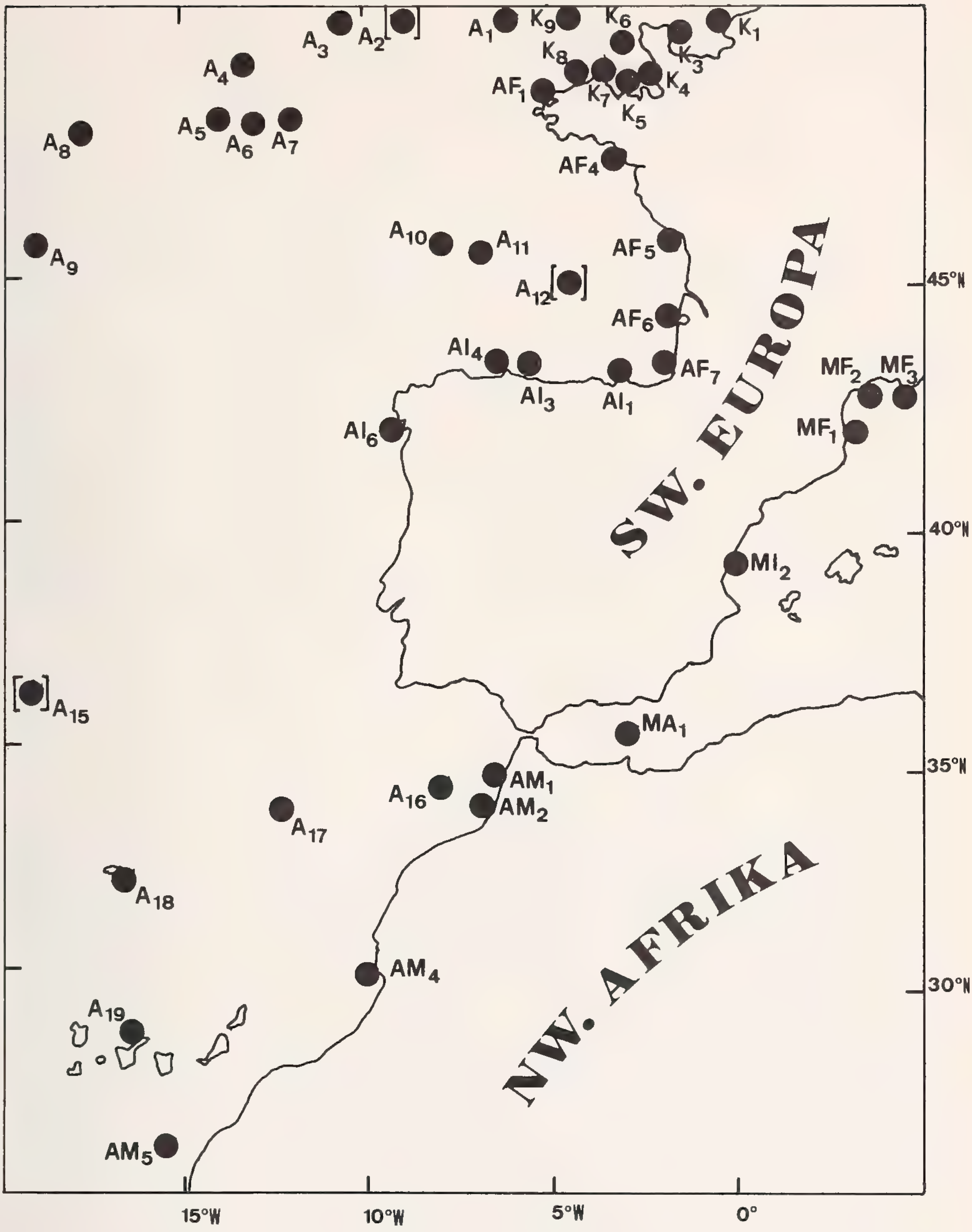
Gattung *Nemertopsis* Bürger, 1895.	
84. *N. flavida* (McIntosh, 1873–74).	20 22 60 64 120.
85. *N. peronea* (De Quatrefages, 1846).	11 12 20 22? 40 45 80 86 87 130.
Familie OTOTYPHLONEMERTIDAE Coe, 1940.	
Gattung *Ototyphlonemertes* Diesing, 1863.	
86. *O. aurantiaca* (Du Plessis, 1891).	55 90.
87. *O. claparedii* (Du Plessis, 1891).	22 44 52 64 80.
88. *O. pallida* (Keferstein, 1862).	01 22 30 52 80 84 90 118 144.
89. *Ototyphlonemertes* sp.	55.
Familie PROSORHOCHMIDAE Bürger, 1895.	
Gattung *Oerstedia* De Quatrefages, 1846.	
90. *O. dorsalis* (Abildgaard, 1806).	01 10 20 22 29 30 41 52 58 60 64 69 75 78 79 80 95 112 113 120 122 130.
91. *O. inmutabilis* (Riches, 1893).	52 60.
92. *O. nigra* (Riches, 1893).	52 60.
93. *O. patriciae* Oxner, 1907.	120.
94. *O. roscoviensis* Oxner, 1907.	120.
95. *O. rustica* (Joubin, 1890).	20 22 41 52 64 79 80 120 121 130.
96. *O. unicolor* (Hubrecht, 1879).	20 22 29 94 144.
Gattung *Prosorhochmus* Keferstein, 1862.	
97. *P. claparedii* Keferstein, 1862.	01 07 20 22 29 30 41 42? 52 60 64 75 78 79 80 84 86 113 130 144.
98. *P. delagei* Oxner, 1907.	52 64 119 120.
Familie TETRASTEMMATIDAE Bürger, 1895.	
Gattung *Tetrastemma* Ehrenberg, 1831.	
99. *T. candidum* (Müller, 1774).	01 10 20 22 28 29 41 42 52 58 60 64 75 79 80 89 91 92 95 112 113 129 130.
100. *T. coronatum* (De Quatrefages, 1846).	20 22 29 44 46 48 49 60 64 66 79 80 97 112 120 122 130.
101. *T. diadema* Hubrecht, 1879.	20 22 29 41 79 80 89.
102. *T. flavidum* Ehrenberg, 1831.	01 20 22 29 41 42 51 60 64 75 78 79 80 91 92 94 112 113 129 130 147.
103. *T. helvolum* Bürger, 1895.	89.
104. *T. herouardi* (Oxner, 1908).	64 120 122.
105. *T. kefersteinii* Marion, 1873.	22 23 26 79 80 101 102 103 105 130.
106. *T. leonillae* Oxner, 1907.	64 120 122.
107. *T. longissimum* Bürger, 1895.	64.
108. *T. marioni* (Joubin, 1890).	01 22 41 64 79 80.
109. *T. melanocephalum* (Johnston, 1837).	01 15 20 22 29 41 52 58 60 64 75 79 80 86 87 94 95 112 113 129 130 133.
110. *T. quadristriatum* (Langerhans, 1880).	22 94.
111. *T. quatrefagesi* (Bürger, 1904).	22 75.
112. *Tetrastemma* sp.	11 12 134 135.
113. *T. vermiculus* (De Quatrefages, 1846).	01 20 22 29 41 52 58 60 64 75 78 79 80 94 112 113 120 130.
114. *T. vittigerum* Bürger, 1895.	01 20 22 29 41 52 64 78 79 80 112 120 121 129 130 144.
115. *T.? giardi* (Hallez, 1879).	74.
116. *T.? steenstrupii* (Hallez, 1879).	74.

Unterordnung POLYSTILIFERA Brinkmann, 1917.

Tribus REPTANTIA Brinkmann, 1917.

Tabelle 2: Die Abkürzungen, die rechts neben den Artnamen stehen, bezeichnen die Fundorte (s. Karte 2) der aufgesammelten Nemertinenarten. Ihre Erklärungen sind wie folgt: K: Der Kanal. A: Atlantischer Ozean. AF: Atlantische Küste Frankreichs. AI: Atlantische Küste der iberischen Halbinsel. MI: Mediterrane Küste der iberischen Halbinsel. MA: Mediterrane Küste Afrikas. AM: Atlantische Küste Marokkos. MF: Mediterrane Küste Frankreichs. M: Mittelmeer.

A. bioculatus	K8 MF2.
A. dissimulans	A1.
A. dubius	K8 A18 MF1.
A. hastatus	K8.
A. julii	K1.
A. lactifloreus	K1 K3 K4 K5 K6 K7 K8 MF1 MF2 MF3.
A. martyi	K8.
A. perrieri	AM5.
A. sipunculus	MF3.
Amphiporus sp.	AM5 MF1 MF3.
A. vaillanti	AM5.
D. marmoratus	K3 K8 MF1 MF3.
C. carcinophila	K1 K8 A12.
N. pulcher	K1 K4 K6 K8 MF1 MF3.
D.? hermaphroditica	K4 MF3.
E. duoni	K8.
E. echinoderma	A18 MF1 MF2 MF3.
E. gracile	K3 K4 K5 K6 K8 A18 AF6 AI6 AM2 MF1 MF2.
E. neesi	K1 K3 K6.
Emplectonema sp.	AI1.
N. antonina	MF1 MF2.
N. flavida	K8 A1 MF1.
N. peronea	MF1 MF3.
O. aurantiaca	MF1.
O. claparedii	K3 K8.
O. pallida	K3 (K4?).
Ototyphlonemertes sp.	MF1.
O. dorsalis	K1 K3 K4 K5 K6 K8 AF7 MF1 MF2 MF3.
O. inmutabilis	K9.
O. nigra	K9.
O. patriciae	K8.
O. roscoviensis	K8.
O. rustica	K4 K8.
O. unicolor	A18 K8.
P. claparedii	K1 K3 (K4?) K5 K6 K8 AI4 MF1.
P. delagei	K8.
T. candidum	K1 K3 K4 K6 K8 A18 MF1 MF2.
T. coronatum	K8 A18 AF7 AM1 AM2 AM4 MF1 MF2 MF3.
T. diadema	K8.
T. flavidum	K3 K4 K5 K6 K7 K8 A18 AF6 MF1 MF2 MF3.
T. helvolum	K1.
T. herouardi	K8.
T. kefersteinii	MF1 MF3.
T. leonillae	K8.
T. longissimum	K8.
T. marioni	K8 MF1 MF3.
T. melanocephalum	K1 K5 K6 K8 A18 A19 AF6 MA1 MF1 MF2.
T. quadristriatum	A18.
T. quatrefagesi	K1 MF3.
Tetrastemma sp.	AI3 MI2.
T. vermiculus	K1 K5 K6 K8 A18 MF1 MF2.
T. vittigerum	K8 A18 MF1 MF2.
T.? giardi	K1.
T.? steenstrupii	K1.
P. corallinicola	MF1.
P. crassus	K8 A18 AI4 MF1 MF3.
P. nisidensis	MF1.
B. mediterranea	MF1.
P. spectabilis	K1 K3 K4 K6 K8 MF1 (MF3?).
P. spendida	K3 K4 K6 K8 (MF3?).
D. massiliensis	MF3.
B. hjorti	A6.
B. lobata	A7.
B. notabilis	A5.
N. mirabilis	A4 A5 A6 A9.
P. fusca	A10
Ch. lanceolata	A2 A5.
D. grimaldi	A15.
P. murrayi	A2 A4 A5 A6.
P. elongata	A17.
P. levinseni	A11 A3 A16.
P. hubrechti	A6 A8.
M. grossa	K1 AF1 AF4 AF5 AF6.
Malacobdella sp.	K1.


A3
A2
A1
K9
K6
K1
A4
K8
K3
AF1
K7
K4
K5
A8
A5
A6
A7
AF4
A10
A11
AF5
A9
A12
45°N
AF6
AI4
AI3
AI1
AF7
MF2
MF3
AI6
MF1
SW. EUROPA
40°N
MI2
A15
MA1
35°N
A16
AM1
AM2
A17
A18
NW. AFRIKA
AM4
30°N
A19
AM5
15°W
10°W
5°W
0°

Karte 2: Verbreitung der HOPLONEMERTEA und BDELLONEMERTEA im untersuchten Gebiet. Die Fundorte der Arten sowie die angewandten Abkürzungen wurden in Tabelle 2 erklärt.

Subtribus EUREPTANTIA Stiasny-Wijnhoff, 1923.	
Cladus INAEQUIFURCATA Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Familie PARADREPANOPHORIDAE Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Gattung *Paradrephanophorus* Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
117. *P. corallinicola* Stiasny-Wijnhoff, 1926.	142.
118. *P. crassus* (De Quatrefages, 1846).	01 07 20 22 41 64 79 80 94 97 129 130 142.
119. *P. nisidensis* (Hubrecht, 1874).	79? 80? 142.
Cladus AEQUIFURCATA Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Familie BRINKMANNIIDAE Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Gattung *Brinkmannia* Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
120. *B. mediterranea* Stiasny-Wijnhoff, 1926.	61 142.
Familie DREPANOPHORIDAE Verrill, 1892.	
Gattung *Punnettia* Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
121. *P. spectabilis* (De Quatrefages, 1846).	01 20 22 23 25 26 29 41 52 64 75 79 80 97 103 104 105 106 107 113 129 130 144 145.
122. *P. splendida* (Keferstein, 1862).	10 23 43 60 79 84 91 92 106 143.
Gattung *Drepanophorus* Hubrecht, 1879.	
123. *D. massiliensis* Joubin, 1895.*	01 20 22 80 130 142.
Tribus PELAGICA Brinkmann, 1917.	
Subtribus ARCHIPELAGICA Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Familie BALAENANEMERTIDAE Coe, 1945.	
Gattung *Balaenanemertes* Bürger, 1909.	
124. *B. hjorti* Brinkmann, 1917.	18 19 33.
125. *B. lobata* Joubin, 1906.	18.
Familie BUERGERIELLIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Buergeriella* Brinkmann, 1917.	
126. *B. notabilis* Brinkmann, 1917.	18 19.
Familie NECTONEMERTIDAE Verrill, 1892.	
Gattung *Nectonemertes* Verril, 1892.	
127. *N. mirabilis* Verrill, 1892.	18 19 33 35.
Familie PELAGONEMERTIDAE Moseley, 1875.	
Gattung *Parabalaenanemertes* Brinkmann, 1917.	18 33.
Subtribus EUPELAGICA Stiasny-Wijnhoff, 1926.	
Familie CHUNIELLIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Chuniella* Brinkmann, 1917.	
129. *Ch. lanceolata* Brinkmann, 1917.	18 19 33 35.
Familie DINONEMERTIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Dinonemertes* Laidlaw, 1906.	
130. *D. grimaldi* (Joubin, 1906).	18 33 39 83 132.

Familie PHALLONEMERTIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Phallonemertes* Brinkmann, 1917.	
131. *P. murrayi* Brinkmann, 1912.	16 18 19 33 35.
Familie PLANKTONEMERTIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Planktonemertes* Woodworth, 1899.	
132. *P. elongata* Joubin, 1906.	13 18? 33 83.
Familie PROTOPELAGONEMERTIDAE Brinkmann, 1917.	
Gattung *Pendonemertes* Brinkmann, 1917.	
133. *P. levinseni* Brinkmann, 1917.	18 19 33.
Gattung *Protopelagonemertes* Brinkmann, 1917.	
134. *P. hubrechti* Brinkmann, 1917.	18 19 33 35.
Ordnung BDELLONEMERTEA Verrill, 1892.	
Familie MALACOBDELLIDAE Kennel, 1878.	
Gattung *Malacobdella* De Blainville, 1827.	
135. *M. grossa* (Müller, 1776).	01 20 22 36 41 52 75 78 79 80.
136. *Malacobdella* sp.	57 58.

Diskussion

Von den nahezu 900 berechtigten Arten aus 177 Gattungen und 38 Familien (Gibson 1985) entfallen auf die untersuchten Meeresgebiete etwa 15 %. Die Aufstellung zeigt eine erhebliche Artenzahl, wenn man mit der Nemertinenfauna von anderen Nachbargebieten vergleicht. Im Nord-Ostsee-Gebiet waren 108 Arten genannt worden (Friedrich 1936), 130 Arten im Mittelmeer (Bürger 1897—1907), 74 Arten an den Küsten Großbritanniens (Gibson 1982a) und 53 Arten an der Atlantik-Küste der USA (Coe 1943).

Tiergeographische Betrachtungen können zur Zeit wegen der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse über die Verbreitung der hier aufgezählten Nemertinenarten nicht durchgeführt werden; daher sind nur die Artenzahlen in den verschiedenen Küstenabschnitten zusammengestellt und diskutiert. Innerhalb des untersuchten Meeresgebietes zeigt sowohl der Kanal mit 64 % Anteil der zitierten Arten als auch die Mittelmeerküste von Frankreich mit 47 % Anteil die größere Artenzahl. Mit einem Anteil von 28 % sind verschiedene Fundorte des Atlantischen Ozeans bedeutsam hinsichtlich der Artenzahl. Kleine Anteile weisen die atlantische Küste Frankreichs (13 %), die atlantische Küste der iberischen Halbinsel (13 %) und Marokkos (10 %) auf. Die Mittelmeerküste Spaniens und die mediterranen Länder Afrikas fallen im Prozentsatz stark ab, mit einem gesamten Anteil von nur 3 %.

Aus der voranstehenden Übersicht geht hervor, daß die Nemertinenfauna der Küsten Frankreichs mit einem Anteil von 83 % am reichsten ist. Relativ ärmer nach unseren bisherigen Kenntnissen erweist sich die Nemertinenfauna der übrigen analysierten

Meeresgebiete, mit einem Anteil von nur 42 % der zitierten Arten. Ein wichtiger Grund dieser Diskontinuität besteht darin, daß die südwestliche Küste Europas und die nordwestliche Küste Afrikas noch immer wenig erforscht ist.

Unsere Liste zeigt hauptsächlich die Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse über die Nemertinen dieser Meeresgebiete. Es bleibt noch viel zu erforschen, ehe wir die Taxonomie, Verbreitung und Biologie der verschiedenen Arten kennen werden.

Danksagungen

Diese Arbeit ist während eines Aufenthaltes in der „Senckenbergischen Bibliothek" durchgeführt worden, dank der finanziellen Mittel eines Stipendiums des Deutschen Akademischen Austauschdienstes. Ich danke Herrn Dr. R. Hutterer für Anregungen und Durchsicht meines Manuskriptes.

Schriften

1. Acloque, A. (1899): Faune de France contenant la description de toutes les espèces indigènes, disposées en tableaux analytiques (3ème. vol.). Paris: J.-B. Baillière. 500 S.
2. Amanieu, M. (1969): Recherches écologiques sur les faunes des plages abrités de la region d'Arcachon. — Helgoländer wiss. Meeresunters. 19: 455—557.
3. Amanieu, M., O. Guelorget & P. Michel (1977): Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. — Vie Milieu 27 (1-B): 85—109.
4. Anadón, N. (1971): Sobre la presencia de estiletes en la trompa de un heteronemertino. — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.) 69: 273—278.
5. — (1974): Aportaciones a la estructura y ultraestructura de los heteronemertinos (Primera parte). — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.) 72: 75—100.
6. — (1976): Aportaciones a la estructura y ultraestructura de los heteronemertinos (Segunda parte). — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. Biol.) 74: 83—114.
7. — (1980): Primeros datos sobre la fauna de Nemertinos de la Península Ibérica: Asturias y Sur de Galicia (N. y NW. de España). — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.) 78: 337—345.
8. — (1981): Contribución al conocimiento de la fauna bentónica de la ría de Vigo. III. Estudio de los arrecifes de *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta), Sedentaria). — Investigación Pesq. 45 (1): 105—122.
9. Anadón, R., C. Gili, E. Guasch, I. Olivella, Ll. Polo & J. Ros (1982): Distribución del poblamiento bentónico en una zona intermareal de la costa cantábrica gallega. — Actas I Simp. Ibér. Estud. Bentos Mar. 1: 673—710.
10. Barrois, J. (1877): Memoire sur l'Embryologie des Némertes. — Annls. Sci. nat., 6ème. sér., Zool. 6 (3): 232 S. + Taf. 1—12.
11. Bellan-Santini, D. (1962): Etude floristique et faunistique de quelques peuplements infralittoraux de substrats rocheux. — Recl. Trav. Stn mar. Endoume, Bull. 26, fasc. 41: 237—298.
12. — (1969): Contributions à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (Etude qualitative et quantitative de la frange supérieure). — Recl Trav. Stn mar. Endoume 63 (47): 1—294.
13. Belloc, G. (1959): Catalogue des types de Némertiens bathypélagiques du Musée océanographique de Monaco. — Bull. Inst. océanogr. Monaco 1138: 1—4.
14. Beltremieux, E. (1884): Faune vivante du département de la Charente-Inférieure. — Annls Soc. Sci. nat. Charente-Infér. 20: 368—507.
15. Bérnard, F. (1960): La faunule associé au *Lithophyllum incrustans* Phil. des cuvettés de la région de Roscoff. — Cah. Biol. Mar. 1: 89—102.
16. Bouchet, J. M. (1962): Etude bionomique d'une fraction du chenal du Bassin d'Arcachon. — Bull. Inst. océanogr. Monaco 1251: 1—16.

17. Brinkmann, A. (1913): *Bathynectes murrayii* n. gen. n. sp. Eine neue bathypelagische Nemertine mit äußeren männlichen Genitalien. (Vorläufige Mitteilung). — Bergens Mus. Åar. 1912 (9): 1—9.

18. — (1917a): Pelagic Nemerteans. — Rep. Scient. Results Michael Sars N. Atlant. deep Sea Exped., 3 (2); 1—20.

19. — (1917b): Die pelagischen Nemertinen (Monographisch dargestellt). — Bergens Mus. Skr. N. R. 3 (1): 194 S. + 16 Taf.

20. Bürger, O. (1895): Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. — Fauna Flora Golf. Neapel 22; 1—743 + 31 Taf.

21. — (1897—1907): Nemertini. — In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs (4. Suppl.). — Leipzig: C. F. Winter. S.: 542, 22 Taf.

22. — (1904): Nemertini. — S. 1—151 in: Das Tierreich, Lieferg. 20. R. Friedländer & Sohn. Berlin.

23. Caillol, H. & A. Vayssiere (1913): Les bouches-du-Rhône. Encyclopédie du Département (Vol. 12. Zoologie). — Marseille: Typographie & Lithographie Barlatier. 397 S., 21 Taf.

24. Camp, J. & J. Ros (1980): Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE. español. VIII Sistemática de los grupos menores. —Investigación pesq. 44 (1): 199—209.

25. Carpine, C. (1958): Recherches sur les fonds à *Peyssonelia polymorpha* (Zan.) Schmitz de la région de Marseille. — Bull. Inst. océanogr. Monaco 55 (1125): 50 S. + 5 Taf. + 2 Kart.

26. Carus, J. (1885): Podromus Faunae mediterraneae. Bd. 1. Coelenterata, Echinodermata, Vermes, Arthropoda. — E. Schweizerbart, Stuttgart. S.: 158—168.

27. Castelo, E. R. & J. Mora (1984): Dinámica de poblaciones en arenas infralitorales de la ría de Pontevedra (NW de España). — Actas IV Simp. Ibér. Benthos Marinho 2: 13—22.

28. Caullery, M. (1908): Sur une anomalie de la trompe chez un némertien (*Tetrastemma candidum* O. F. M.). — C. r. Séanc. Soc. Biol. 64: 738—740.

29. Chapuis, F. (1886): Note sur quelques némertes récoltés à Roscoff dans la courant du Mois d'août 1885. — Archs Zool. exp. gén. 2ème. sér., 4, Notes et Revue, 21—24.

30. Claparède, E. (1863): Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere, an der Küste von Normandie angestellt. — Wilhelm Engelmann. Leipzig. 120 S. + 18 Taf.

31. Coe, W. R. (1902a): The genus *Carcinonemertes*. — Zool. Anz. 25: 409—414.

32. — (1902b): The nemertean parasites of crabs. — Am. Nat. 36: 431—450.

33. — (1926): The pelagic nemerteans. — Mem. Mus. comp. Zool. Harv. 49: 1—246.

34. — (1943): Biology of the nemerteans of the Atlantic coast of North America. Transact. Connecticut Acad. Arts Sci., 35: 129—328, Taf. 1—4.

35. — (1946): The means of dispersal of bathypelagical animals in the north and south Atlantic oceans. — Am. Nat. 80: 453—469.

36. Cuénot, L. (1927): Contributions à la faune du bassin d'Arcachon. IX Revue générale de la faune et bibliographie. — Bull. Stn biol. Arcachon 24: 229—308.

37. De Blainville, H. M. D. (1828): Vers. — S.: 365—625 in: Dictionnaire des Sciences naturelles (Bd. 57). Levrault. Paris.

38. De Gaillaude, D. (1968): Monographie des peuplements benthiques d'une calanque des côtes de Provence: Port-Miou. — Recl Trav. Stn mar. Endoume, Bull. 44 (fasc. 60): 63—108.

39. De Monaco, S. A. S. Le Prince (1905): Sur le campagne de la „Princesse Alice". — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris 140: 1373—1376.

40. Delmare-Deboutteville, Cl. & P. Bougis (1961): Recherches sur le trottoir calcaire effectuées à Banyuls pendant le stage d'été 1950. Vie milieu 2: 161—181.

41. Delphy, J. (1963): Vers et Némathelminthes. (In:) La Faune de la France en tableaux synoptiques illustrées (Tome 1B). Perrier, R. (Hrsg.). Paris: Delagrave. 180 S.

42. De Quatrefages, A. (1846): Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des annelés. Memoire sur la famille du némertiens (Nemertea). — Annls. Sci. nat., 3ème. sér., Zool. 6: 173—303, Taf. 8—14.

43. De Saint Joseph, M. (1877): Note sur l'armature de la trompe de la *Ptychodes splendida* Dies. (*Cerebratulus spectabilis*, Quat.). — Bull. Soc. philomath. Paris, 7ème. sér., 1: 148—151.

44. Du Plessis, G. (1891): Sur une nouvelle *Oerstedia* aveugle mais portant une paire de vésicules auditives (otocystes). — Zool. Anz. 14: 413—416.

45. Elkaïm, B. (1968): Recherches bionomiques sur les biocoenoses du substrat solide dans l'estuaire de l'Oved Bou Regreg Maroc. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 47: 295—315.

46. — (1972): Inventaire d'espèces nouvelles ou peu signalés dans divers estuaires du Maroc. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 52: 205—209.

47. — (1976a): Bionomie et ecologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain: l'Estuaire du Bou Regreg. I. Unités indicatrices infralittorales. — Vie milieu 26 (1-B): 107—169.

48. — (1976b): Bionomie et ecologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain: l'Estuaire du Bou Regreg. II. Unités indicatrices peu liées à l'étagement médiolittorales. — Vie milieu 26 (2-B): 199—241.

49. Euzet, L. & M. Poujol (1963): La faune associé à *Mercierella enigmatica* Fauvel (Annélide Serpulidae) dans quelques stations des environs de Sète. — Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr. 17: 833—842.

50. Febure-Cevalier, C. (1969): Etude bionomique des substrats meubles dragables du Golfe de Fos. Téthys 1 (2): 421—476.

51. Fischer, P.-H. (1977): Un ennemi des patelles, le némertien *Lineus marinus* Mtg. — J. Conch., Paris 114 (3—4): 128.

52. Friedrich, H. (1936): Nemertini. — S. 1—69 in: Grimpe, G. (Hrsg.). Die Tierwelt der Nord- und Ostsee (Teil 4, d). Akademische Verlagsgesellschaft. Berlin.

53. — (1965): Gesamtverzeichnis der Literatur über die Nemertinen. — Veröff. Überseemus. Bremen 3 (4-A): 204—244.

54. — (1969): Ergänzungen zum Gesamtverzeichnis der Literatur über die Nemertinen I. — Veröff. Überseemus. Bremen 4 (4-A): 9—16.

55. Gerner, L. (1969): Nemertinen der Gattungen *Cephalothrix* und *Ototyphlonemertes* aus dem marinen Mesopsammal. — Helgoländer wiss. Meeresunters. 19: 68—110.

56. Giard, A. (1878): Sur l'*Avenardi Priei*, némertien géant de la côte occidentale de France. — C. r. hebd. Séanc. Acad Sci., Paris 87: 72—75.

57. — (1888): Le Laboratoire de Wimereux en 1888 (Recherches fauniques). — Bull. scient. Fr. Belg. 19: 492—513.

58. — (1890): Le Laboratoire de Wimereux en 1889 (Recherches fauniques). — Bull. scient. Fr. Belg. 22 (4ème. sér., 1): 60—87.

59. — (1905—06): Résistance au jeûne et changement de coloration chez le Némertien *Lineus bilineatus*. — Feuille jeun. Nat., sér. 4, 6: 12.

60. Gibson, (1982a): British Nemerteans. — S. 1—212 in: Kermack, D. M. & R. S. K. Barnes (Hrsg.). Synopses of the British Fauna (New Series) (No. 24). Cambridge University Press. Cambridge.

61. — (1982b): Nemertea. — S. 823—846 in: Parker, S. P. (Hrsg.) Synopsis and Classification of Livin Organisms. McGraw-Hill Book Co. New York.

62. — (1985): The need for a standard approach to taxonomic description of nemerteans. Am. Zool. 25 (1): 5—14.

63. Gontcharoff, M. (1951): Biologie de la régeneration et de la reproduction chez quelques Lineidae de France. — Annls. Sci. nat. llème. sér., Zool. 13: 149—235.

64. — (1955): Inventaire de la faune marine de Roscoff. Némertes. — Trav. Stn biol. Roscoff. Nouvelle Série. 6, Suppl. 7: 3—15.

65. — (1957): Sur l'existence de *Lineus ruber* en Méditerranée. — Recl Trav. Stn mar. Endoume, Bull. No. 13: 71—74.

66. — (1960): Contributions à la connaissance des larves de deux espèces d'*Hoplonemertes monostylifera*. — Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr., 15: 187—189.

67. Gourret, P. (1907): Topographie zoologique des étangs de Caronte, de Labillon, de Breve et de Bolmon. — Annls Mus. Hist. nat. Marseille, Zool. 11: 1—166, 3 Taf.

68. Grube, E. (1855): Bemerkungen über einige Helminthen und Meereswürmer. — Arch. Naturgesch. 21: 137—158.

69. — (1869): Mittheilungen über St. Vaast-la-Hogue und seine Meeres-, besonders seine Anne-

lidenfauna. Beschreibungen einiger Pycnogoniden und Crustaceen. — Jber. schles. Ges. vaterl. Kult., 46: 91—129.
70. Guelorget, O. & P. Michel (1979): Les peuplements benthiques d'un étang littoral languedocien. L'étang du Prévost (Hérault). Etude quantitative de la macrofaune des sables. — Téthys 9 (1): 65—77.
71. Guille, A. (1970): Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. — Les communautés de la macrofaune. — Vie Milieu 21 (1-B): 149—280.
72. — & J. Soyer (1968): La faune benthique des substrats de Banyuls-sur-mer. Premières donnés qualitatives et quantitatives. — Vie Milieu 19 (2-B): 323—359.
73. Gutierrez, M. E., A. Rallo, F. Rodriguez & I. Saiz (1982): Resultados preliminares del estudio de las comunidades bentónicas de sustrato duro establecidas en el litoral de Vizcaya. — Actas I Simp. Ibér. Estud. Bentos Mar. 2: 643—656.
74. Hallez, P. (1879): Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. — Trav. Inst. Zool. Lille Stn mar. Wimereux, fasc. II, 1879: 213 S. + 11 Taf.
75. — (1896): Les némertiens du détroit du Pas-de-Calais. — Mém. Soc. zool. Fr. 9: 159—170.
76. Isler, E. (1901): Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. — Inaugural Dissertation. Basel. 53 S.
77. Joubin, L. (1889a): Sur un némertien géant des côtes de France. — Révue Biol. Nord Fr. 1. Année (12): 458—460.
78. — (1889b): Sur la répartition des némertes dans quelques localités des côtes de France. — C. r. hebd. Séanc. Acad Sci., Paris 109: 231—233.
79. — (1890): Recherches sur les turbellariés des côtes de France. — Archs Zool. exp. gén., 2ème. sér., 8: 461—602, Taf. 25—31
80. — (1894): Les némertiens. Faune Française. — Société d'Editions scientifiques. Paris. 235 S.
81. — (1900): Note sur les némertiens recueillis pendant les expéditions scientifiques du Travailleur et du Talisman. — C. r. Congr. Socs sav. Paris sect. Sci. 1900: 117—119.
82. — (1902): Némertiens. — S. 181—220, Taf. VIII in: Expéditions scientifiques du "Travailleur" et du "Talisman" pendant les annés 1880, 1881, 1882, 1883 (Bd. 4). Masson & Cie. Paris.
83. — (1906): Description des Némertiens bathypélagiques capturés au cours des dernières Campagnes du Prince de Monaco (1898—1905). — Bull. Inst. océanogr. Monaco 78: 1—15.
84. Keferstein, W. (1862): Untersuchungen über niedere Seetiere. — Z. wiss. Zool. 12: 51—90.
85. — (1868): Über eine Zwitternemertine (*Borlasia hermaphroditica*) von St. Malo. — Arch. Naturgesch. 34: 102—105, Taf. 3.
86. Kensler, C. B. (1964): The mediterranean crevice habitat. — Vie Milieu 15 (B): 947—977.
87. — (1965): Distribution of crevice species along the Iberian Peninsula and Northwest Africa. — Vie Milieu 16 (B): 851—887.
88. Kerneis, A. (1960): Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers des Posidonés de la region de Banyuls. — Vie Milieu 11: 145—187.
89. Kirsteuer, E. (1963): Beitrag zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der adriatischen Nemertinen (Genera *Tetrastemma*, *Oestedia*, *Oerstediella*). — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere 80: 555—616.
90. — (1971): The interstitial Nemertean Fauna of Marine sand. — Smithson. Contr. Zool. 76: 17—19.
91. Koehler, R. (1885a): Contribution à l'étude de la faune littorale des îles Anglo-Normandes (Jersey, Guernesey, Herm et Sark). — Annls Sci. nat., Zool. & Paleont. 6ème. sér., 20 (4): 1—62, Taf. 1.
92. — (1885b): Recherches sur la faune marine des îles Anglo-Normandes. Bull. Soc. Sc. Nancy, 2'ème. sér., 7: 51—120.
93. Lafon, M. (1953): Recherches sur les sables côtiers de la Basse-Normandie et sur quelques conditions de leur peuplement zoologique. — Annls Inst. océanogr. 28 (3): 114—161.
94. Langerhans, P. (1880): Die Wurmfauna von Madeira. III. — Z. wiss. Zool. 34: 136—140, 143, Taf. 6.
95. Lankester, E. R. (1866): Annelida and Turbellaria of Guernsey. — Ann. Mag. nat. His., 3 ser., 17: 388—390.
96. Laubier, L. (1960): *Parhalixodes travei*, n. gen., n. sp., un nouvel Halixodinae (Halacariens) ectoparasite de Némerte en Méditerranée occidentale. — Acaralogia 2 (4): 541—551.

97. — (1966): Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. — Annls Inst. océanogr. Monaco 43: 137—316.

98. Lombas, I. & N. Anadón (1985): Estudio de la fauna de microhabitats esciáfilos intermareales en Luanco (Asturias). — Revta Biol. Univ. Oviedo 3: 107—120.

99. Lubet, P. (1958): Considerations écologiques sur les herbiers du bassin d'Arcachon. — P.-v. Soc. linn. Bordeaux 96: 1—9.

100. Marion, F. (1869): Némertien hermaphroditique de la Méditerranée. — C. r. hebd. Séanc. Acad Sci., Paris, 69: 57—58.

101. — (1874a): Recherches sur les animaux inférieurs du Golfe de Marseille. 1. Observations sur un nouveau némertien hermaphroditique. — Annls. Sci. nat., 5ème. sér., Zool., 17 (6): 1—23 + Taf. 17.

102. — (1874b): Remarques complémentaires sur le *Borlasia kefersteini*. — Annls Sci. nat., 6ème. ser., Zool., 1: 1—30 + Taf. 1—2.

103. — (1875a): Anatomie d'un type remarquable du groupe des némertiens, *Dreapanophorus spectabilis*. — C. r. hebd. Séanc. Acad Sci., Paris 80: 893—895.

104. — (1875b): Anatomy of a Remarkable Type of the Group of Nemertiens (*Drepanophorus spectabilis*). — Ann. Mag. nat. Hist., ser. 4, 15: 371—372.

105. — (1878): Dragages au large de Marseille. — Annls Sci. nat. 6ème. sér., Zool. 8 (7): 1—48 + Taf. 15—18.

106. — (1883a): Esquisse d'une topographie zoologique du Golfe de Marseille. — Annls Mus. Hist. nat. Marseille, Zool. 1 (1): 108 S.

107. — (1883b): Considération sur les faune profondes de la Méditerranée. — Annls Mus. Hist. nat. Marseille, Zool. 1 (2): 50 S.

108. Massé, H. (1970/1971): Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. I. — La Baie de Bandol. — Téthys 2 (4): 783—820.

109. — (1971): Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux: II. — La Baie du Prado (Golfe de Marseille). — Téthys 3 (1): 113—158.

110. — (1971/1972): Contributions à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. V. La côte de la Camargue. — Téthys 3 (3): 539—568.

111. Mathias, P. (1954): L'Etang de Thau. — Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr. 12: 167—176.

112. — & G. Gauffridy (1963): Contributions à l'étude des némertiens du Bassin de Thau. — Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr. 17: 927—828.

113. McIntosh, W. C. (1973—74): A monograph of the British annelids. Part 1. The Nemerteans. — Ray Society. London. 218 S. + Taf. 1—23.

114. Monniot, F. (1962): Recherches sur les graviers à *Amphioxus* de la région de Banyuls-sur-Mer. — Vie Milieu 13: 231—322.

115. — (1965): Les "Blois à Microcosmus" des fonds chalutables de la région de Banyuls-sur-Mer. — Vie Milieu 16 (B): 819—849.

116. Mora Bermudez, (1980): Poblaciones bentónicas de la Ría de Arosa. — Tesis Doctoral. Santiago de Compostela. 335 S.

117. Moretto, H. J. A., G. Vernet & M. Gontcharoff (1976): Aspects anatomo-histologiques de quelques Lineidae (Hétéronémertes). — Bull. Soc. zool. Fr. 101 (2): 221—230.

118. Müller, G. J. (1968): Betrachtungen über die Gattung *Ototyphlonemertes* Diesing, 1863, nebst Bestimmungsschlüssel der validen Arten (Hoplonemertini). — Senckenberg. biol. 49 (6): 461—468.

119. Oxner, M. (1907a): Sur quelques nouvelles espèces des némertes de Roscoff. — Arch. Zool. exp. gén., 4ème. sér., 6, Notes et Revue: lix-lxix.

120. — (1907b): Quelques observations biologiques et expériences sur "la faune des bords de cuvette". — Bull. Inst. océanogr. Monaco 108: 1—17.

121. — (1907c): Quelques observations sur les némertes de Roscoff et de Villefranche-sur-Mer. — Arch. Zool. exp. gén., 4ème. sér., 6, Notes et Revue: lxxxii-xcii.

122. — (1908): Sur de nouvelles espèces de Némertes de Roscoff et quelques remarques sur la coloration vitale. — Bull. Inst. océanogr. Monaco 127: 1—16.

123. Picard, J. (1965): Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meu-

bles dragables de la région marseillaise. — Recl Trav. Stn mar. Endoume, fasc. 52, bull. 36: 1—160.

124. Planas, M. & J. Mora (1984): Dinámica de poblaciones de moluscos comerciales en dos ensenadas de la ría de Pontevedra, sometidas a distintos grados de polución. — Actas IV Simp. Ibér. Estud. Benthos Marinho 2: 35—48.

125. Plessis, Y. (1961): Ecologie de l'estran rocheux de Calvados. Etude des biocoenoses et recherches expérimentales. — Annls Inst. océanogr. Monaco 38 (3): 234—322.

126. Plessis, J. & Y. Plessis, (1957): Note écologique sur un némerte: *Cerebratulus marginatus*, Renier (1807). — Bull. Soc. zool. Fr. 82 (2—3): 164—168.

127. Polo, L., I. Olivella, C. Gili, R. Anadón, J. Carbonell, C. Altimira und J. D. Ros (1982): Primera aportación a la sistemática de la flora y de la fauna bentónica del litoral de San Ciprián de Bureba (Lugo, Galicia). — Actas I Simp. Ibér. Estud. Bentos Mar. 1: 333—375.

128. Prenant, M. (1939): Etudes de bionomie intercotidale. La Baie de Douarnenez et ses abords. — Bull. scient. Fr. Belg. 73: 451—476.

129. Pruvot, G. (1895): Coup d'oeil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe de Lion). — Archiv. Zool. exp. gén. 3ème. sér., 3: 629—660, Taf. 30.

130. — (1897): Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe de Lion. — Archiv. Zool. exp. gén., 3ème. sér., 5: 511—664, Taf. 21—26.

131. Ramos, A. A. (1896): Contribución al conocimiento de la biocenosis bentónicas litorales de la isla Plana o de Nueva Tabarca (Alicante). (In:) La reserva marina de la isla Plana o Nueva Tabarca (Alicante). Ramos, A. A. (Hrsg.). Alicante: Ayto. de Alicante & Univ. de Alicante. S.: 111—148.

132. Richard, J. (1905): Campagne scientifique du yacht "Princesse Alice" en 1904. — Bull. Mus. océanogr. Monaco 41: 1—30.

133. — & H. Neuville (1897): Sur l'histoire naturelle de l'île d'Alboran. — Mém. Soc. zool. Fr. 10: 75—87.

134. Rioja, E. (1917): Notas sobre una excursión por las costas de Gijón. — Boln R. Soc. esp. Hist. Nat., 17: 488—494.

135. — (1919): Una campaña biológica en el Golfo de Valencia. — An. Inst. gen. téc. Valencia 20: 5—36.

136. Roman, G. & A. Perez (1979): Estudio del mejillón y de su epifauna cultivos flotantes de la Ría de Arosa. — Boln Inst. esp. oceanogr. 5: 9—19.

137. Romero, (1985): El bentos: la vida lligada a un substrat. — Quads Ecol. Aplic., 8: 125—149.

138. Rose, M. (1957): Les larves du Plancton. S. 485—510, Taf. 157—191. In: Trégouboff, G. & M. Rose (Hrsg.) Manuel de Planctologie Méditerranéenne (2 Bd.). C. N. R. S. Paris.

139. Saint-Loup, R. (1886): Sur les fossettes céphaliques des némertes. — C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 102 (26): 1576—1578.

140. Saudray, Y. & Al. Derouet (1961): Etude bionomique des milieux marins et maritimes de la région de Luc-sur-Mer. — Bull. Soc. Normandie, 10ème. sér., 2: 276—292.

141. — & M. Juignet-Jardin (1964): Etude bionomique des milieux marins et maritimes de la région de Luc-sur-Mer. III. — La Roque-Mignon. — Bull. Soc. Normandie, 10ème. sér., 5: 155—176.

142. Stiasny-Wijnhoff, G. (1926): The nemertea polystilifera of Naples. — Pubbl. Staz. zool. Napoli 7: 119—168.

143. — (1934): Some remarks on North-Atlantic nonpelagic polystilifera. — Q. Jl. microsc. Sci. 77: 167—190.

144. Vaillant, (1890): Lombriciens, Hirudiniens, Bdellomorphes, Térétulariens et Planariens. In: Histoire Naturelle des Annelés marins et d'eau douce (Bd. 3ème. sér, 2ème. partie et atlas). Roret. Paris. 768 S.

145. Vidal, A. (1967): Etude des fonds rocheux circalittoraux le long de la côte du Roussillon. — Vie Milieu 17 (B): 167—219.

146. Vieitez, J. M. (1977): Primera cita para España de la especie *Phoronis psammophila* Cori. — Boln R. Soc. esp. Hist. nat. (Biol.) 75: 243—248.

147. Vogt, C. & E. Yung (1888—1894): Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. — Friedrich Vieweg & Sohn. Braunschweig. 2 Bd. 906 S. + 958 S.
148. Wijnhoff, G. (1913): Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. II. Systematischer Teil. — Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere 34: 291—320.

Univ.-Doz. Dr. José Ignacio Saiz Salinas, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, E-48.080 Bilbao, Apdo. 644 (Spanien).

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 38 | H. 2 | S. 147—148 | Bonn, Juli 1987

Johann Friedrich Klapperich

(1913—1987)

Am 19. April 1987 verstarb einer der letzten persönlichen Mitarbeiter Geheimrat Alexander Koenigs, der Entomologe und erfahrene Sammler Johann Friedrich Klapperich, im Alter von 74 Jahren in seinem Bonner Heim.

Johann Klapperich wurde nach einer intensiven entomologischen Ausbildung durch den Jesuitenpater und Gründer der Arbeitsgemeinschaft rheinischer Coleopterologen, Prof. P. F. Rüschkamp, und dem als Ameisenforscher bekannten Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Bonn, Prof. A. Reichensperger, 1932 mit dem Aufbau der Entomologischen Abteilung im Reichsinstitut Alexander Koenig betraut. Hier machte er sich schon sehr bald durch seine erfolgreiche Sammeltätigkeit beim Ausbau der Landessammlung rheinischer Käfer einen Namen. Bis 1934 wuchs diese auf 72 150 Exemplare in 4107 Arten an, von denen er etliche als neu für das Rheinland nachweisen konnte. So fiel es Geheimrat Koenig leicht, seinen strebsamen und überaus fleißigen jungen Mitarbeiter 1937 guten Gewissens für zwei Jahre allein nach Fukien in Südchina zu schicken, wo damals bereits der Lepidopterologe Dr. h. c. H. Höhne für das Bonner Museum tätig war. Das Ergebnis dieser zu damaliger Zeit noch gefahrvollen Expedition Klapperichs waren etwa 160 000 Insekten aller Ordnungen und Familien, 498 Säugetierbälge und -felle, 489 Vogelbälge in 124 Species mit Nestern und Eigelegen und mehrere hundert Reptilien und Amphibien. Anhand dieser überaus wertvollen ostasiatischen Ausbeute, die zahlreiche neue Insektenarten, -unterarten und sogar einige für die Wissenschaft bislang unbekannte Gattungen enthielt, ließen sich wichtige Schlußfolgerungen zur Tiergeographie Fukiens ziehen.

Nach Kriegsdienst und Gefangenschaft kehrte Johann Klapperich zunächst an das Museum Koenig zurück, wandte sich dann aber 1952/53 als Privatmann der entomologischen Erforschung Afghanistans zu, einem damals noch wenig bekannten und somit besonders reizvollen Gebiet der Paläarktischen Region. „Afghanistan ist für zoologische Forschungen ungleich schwieriger als Fukien-China", schreibt er in seinem 1954 veröffentlichten Reisebericht. Das gilt besonders bei Expeditionen in den Hindukusch. Allein die Anmarschwege zu Pferde, mit Tragtieren oder zu Fuß nahmen mehrere Wochen in Anspruch, und oft gefährdeten Steinschlag die Karawane auf ihrer 14 000 km langen Reise. Auch diese, vornehmlich dem Studium der Käferfauna gewidmete Sammelreise verlief außerordentlich erfolgreich und brachte neue zoogeographische Erkenntnisse. Spezialisten vieler europäischer und außereuropäischer Museen beteiligten sich an der Auswertung seiner Aufsammlungen. Dr. Z. Kaszab, Generaldirektor des Ungarischen Nationalmuseums in Budapest, urteilte z. B. 1959 über die Tenebrioniden-Ausbeute Klapperichs, daß dieses Käfermaterial nicht nur in der Zahl der Exemplare, sondern auch hinsichtlich seines wissenschaftlichen Wertes das bisherige Sammlungsgut weit übertrifft. Seine Ausbeute enthielt 170 Arten bzw. Unterarten und Varietäten. Davon erwiesen sich 94 als neu für die Wissenschaft; außerdem waren 31 Arten bzw. Unterarten für die afghanische Fauna bislang unbekannt. Die Holo- und zahlreiche Paratypen dieser Tenebrioniden und anderer Coleopteren-Familien Afghanistans befinden sich heute großenteils im Besitz des Museums Koenig.

Johann Friedrich Klapperich im Frühjahr 1938 in den Grasmatten der Kuatun-Berge in Südost-China.

Den Forschungen Klapperichs in Afghanistan folgte eine nahezu 20jährige Tätigkeit als Pflanzenschutzexperte der Welternährungsorganisation (FAO) in Jordanien, im Iran sowie in der Dominikanischen Republik. 1970 wurde er für seine großen Verdienste um den Ausbau der Landwirtschaft des Königreichs Jordaniens mit dem „Stern von Jordanien", der höchsten Auszeichnung dieses Landes, geehrt. Nach seiner Pensionierung 1975 unternahm er noch weitere Forschungsreisen, u. a. nach Taiwan, Sierra Leone und Sumatra.

In wissenschaftlichen Publikationen sind bisher über 1000 nova species aus dem von ihm gesammelten Material beschrieben worden. Allein in den Sammlungen der Coleopterologischen Abteilung unseres Instituts befinden sich 110 nach ihm benannte Arten. Sein Name wird daher für immer mit unserem Hause eng verbunden bleiben.

H. Roer

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 38 | H. 2 | S. 149—152 | Bonn, Juli 1987

Buchbesprechungen

Mayr, E. (1984): *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt — Vielfalt, Evolution und Vererbung.* Übersetzt von K. de Sousa Ferreira. 766 Seiten mit Anmerkungen und Glossar. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

In dieser Zeit, in der die Ergebnisse der biologischen Forschung in besonders weitem Maße in der Öffentlichkeit diskutiert werden und z. T. auch als Grundlagen für weitreichende politische Entscheidungen herangezogen werden, hat der Autor eine umfangreiche und äußerst detaillierte Zusammenstellung der geistigen und wissenschaftlichen Strömungen erstellt, die die Entwicklung der Biologie durch die Jahrhunderte bestimmt und gekennzeichnet haben. Beginnend mit den Anfängen der Naturwissenschaften verfolgt er die gedanklichen Wege — und Irrwege — bis in die siebziger Jahre dieses Jahrhunderts und wahrt damit zu den neuesten Ergebnissen eine kritische Distanz, die für die objektive Würdigung unerläßlich ist. Gerade weil dieses Werk kein Geschichtsbuch der Biologie darstellt, denn es löst sich oft von der chronologischen Auflistung der Einzelfakten, kann es philosophische Ansätze und gedankliche wie wissenschaftliche Beziehungen über Zeiten und Einzeldisziplinen hinweg verfolgen und verknüpfen.

Der Autor verzichtete aus den gleichen Gründen auf die biographische wie auch auf die problembezogene Aufgliederung des Textes und stellt statt dessen drei große Komplexe, die „Vielfalt des Lebens", die „Evolution", die „Variation und Vererbung" als Einheiten in den Vordergrund. Es ist wohl überflüssig, seine eigenen wissenschaftlichen Leistungen und seine Kompetenz in diesen Bereichen hervorzuheben. Bezüglich weiterer Schwerpunkte wie Ökologie, Ethologie und Entwicklungsphysiologie wird der Leser auf andere Autoren verwiesen.

Sich von der lexigraphischen Darstellung lösend, entwirft E. Mayr ein Bild der Biologie, die als Wissenschaft in die Ideologien und Dogmen der jeweiligen Epochen verflochten ist oder sich in unterschiedlichem Maße von diesem geistesgeschichtlichen Hintergrund abheben kann. Dabei belegt er, daß neue Vorstellungen und Konzepte dem Fortschritt oftmals förderlicher waren als eine Anhäufung neuer Fakten. Dieses gelingt ihm um so überzeugender, als er sehr plastisch die Vorstellungswelt der Wissenschaftler, ihre begrifflichen und technischen Werkzeuge zu schildern vermag. Die historischen Angaben werden in die moderne Terminologie übersetzt und dadurch dem Leser leichter verständlich. Bei dieser Arbeit wie allgemein bei der Auswertung der etwa 1500 Literaturquellen ist die Akribie bewundernswert, mit der Mayr verborgenen Hinweisen, Andeutungen und Querbeziehungen nachspürt, um zu einer abschließenden, gültigen Interpretation zu gelangen. Diese Sorgfalt wird auch beim Studium der Anmerkungen deutlich, welche anstelle von Fußnoten auf weiterführende Literatur zu Einzelproblemen verweisen.

In seiner Betrachtungsweise verfolgt er ein materialistisches Prinzip, welches die Emergenz als qualitative Steigerung der Eigenschaften aus der Summe einzelner Hierarchieebenen auffaßt. Er stellt sich damit in einem Gegegensatz zu vitalistischen und pan-psychistischen (Rensch) Auffassungen. Dies erklärt auch, daß er für die Wissenschaft der Biologie eine herausgehobene Stellung neben den exakten Naturwissenschaften, z. B. Physik oder Mathematik, fordert.

Die Klarheit der Sprache, die in dieser sehr guten Übersetzung erhalten geblieben ist, die ins Detail gehenden Analysen und die logisch aufgebauten Argumentationsketten machen dieses Buch auch dem Nicht-Biologen zugänglich. Dabei hilft ein zugegebenermaßen recht knapp gehaltenes Glossar. Allerdings sind die meisten Fach-Termini bereits im Text ausreichend erklärt. Auf der anderen Seite werden auch für den Biologen, der sich nicht so intensiv mit den geistesgeschichtlichen Hintergründen seiner Wissenschaft auseinandersetzt, Begriffe wie z. B. Reduktionismus, Deismus, Theismus und Essentialismus transparent. So bietet also dieses Werk, die drei genannten Hauptaspekte herausgreifend, seinen Lesern ein sehr breites und solides Fundament zum Verständnis und eine Darlegung des Selbstverständnisses der Biologie.

Kl.-R. Hasenkamp

Peterson, R., G. Mountfort & P. A. D. Hollom (1985): *Die Vögel Europas.* 14. Auflage. 535 Seiten, 1500 Abb., Verlag Parey, Hamburg, Berlin.

Wer über 3 Jahrzehnte hinweg den Peterson zu Hause und auf Reisen vom Mittelmeer bis zum Eismeer fast immer in Reichweite bei sich hatte, gehört zur Peterson-Generation unter den deutschsprachigen Feldornithologen. Dieses Bestimmungsbuch beflügelt nicht nur den europäischen Ornitho-Tourismus, sondern schärfte vor allem durch Bild und Text den Blick für die Feldkennzeichen auch bei schwierig zu unterscheidenden Arten und verschaffte einen raschen Überblick über Vorkommen und Verbreitung im europäischen Raum bis etwa 30° östlicher Länge.

So war der deutsche Peterson — von G. Niethammer übersetzt und bearbeitet — sehr schnell zum Vogelbestimmungsbuch schlechthin geworden, und dieses Werk von R. Peterson, G. Mountfort und P. A. D. Hollom behielt seinen hohen Rang bis heute, obwohl es sich längst den Markt mit anderen vergleichbaren Vogelführern teilen muß.

Die vorliegende 14. Auflage basiert wie schon die 13. Auflage auf der 1983 erschienenen 4. revidierten und erweiterten Auflage der englischen Originalausgabe und läßt den bewährten Feldführer in wesentlichen Punkten noch attraktiver erscheinen. Angefangen beim stabilen Einband, über die jetzt durchweg farbigen Vogelbilder, bis hin zu den neugestalteten zweifarbigen Verbreitungskarten sind jetzt einige gravierende Schwächen beseitigt, aber auch zusätzliche Wünsche erfüllt worden. Bei der farbigen Neugestaltung der bisherigen Schwarzweißtafeln zeigt sich wiederum Petersons meisterhafte Darstellungskunst. Da und dort erscheinen auf den Tafeln wichtige Korrekturen und Ergänzungen, wie z. B. bei den Seeschwalben und den Flughühnern. Die nun fast konsequente Reihenfolge der Bildtafeln, entsprechend der Systematik von Voous, erleichert den schnellen Zugriff. Die besondere Neigung des jetzigen Bearbeiters der deutschen Ausgabe, H. E. Wolters, wird u. a. bei der Erwähnung und Wertung der Synonyme spürbar.

Doch auch bei einem derart erfolgreichen Buch sind noch einige Fragen, Wünsche und Anregungen vorzubringen. Die noch in der 12. Auflage enthaltene systematische Vogelliste wurde merkwürdigerweise eliminiert, obwohl sie sich sehr bewährt hatte. Es wäre wünschenswert, diese Liste wieder aufzunehmen und mit den Codenummern der europäischen Vogelarten zu ergänzen. Dagegen muß der praktische Wert sowohl der 8 Eiertafeln als auch des Vogelstimmen-Bestimmungsschlüssels nach wie vor bezweifelt werden. Der wertvolle Druckraum wäre besser genutzt, würde es gelingen, den geographischen Geltungsbereich des Werkes zu erweitern — ein wohl unerfüllbarer Wunsch.

Aber einige Verbesserungen müßten realisierbar sein. Den eingebürgerten Arten Gold- und Diamantfasan sowie Wellenastrild wird zu viel Platz eingeräumt, wenn sie auf einer Farbtafel und zusätzlich als Strichzeichnung im Textteil erscheinen. Vielleicht wäre dafür z. B. die markante Flügelzeichnung des Steppenweihen-♂ irgendwo unterzubringen. Bei den Farbtafeln wäre neben den Verweisen auf den Arttext und die Eiertafel(!) auch ein Hinweis auf die Nummer der entsprechenden Verbreitungskarte begrüßenswert.

Schließlich ein Wort zur farblichen Qualität der Vogeltafeln. Gegenüber der 13. Auflage ist die Zurücknahme der Farbintensität durchaus positiv zu werten. Der Feldornithologe ist aber irritiert, wenn er erfährt, daß die „Farbqualität einiger Farbtafeln noch stärker der feldornithologischen Praxis angepaßt" wurde. Bei den Farbtafeln der Eulen, Lerchen, Rohrsänger und Laubsänger scheint im Vergleich zur 12. Auflage eher das Gegenteil erreicht worden zu sein.

Trotz dieser kleinen Schönheitsfehler ist es der neue Peterson unbedingt wert, angeschafft zu werden, selbst wenn schon zwei ältere Auflagen im Schrank stehen.

H. Jacoby

Burton, J. A. (1986): *Eulen der Welt. Entwicklung — Körperbau — Lebensweise.* 208 S., zahlr. Abb. Neumann-Neudamm, Melsungen.

Die von Johannes Schwarz übersetzte und bearbeitete 2. Auflage (1984) von „Owls of the world" stellt eine populärwissenschaftliche Monographie der Eulen dar. Sie ist die zweite ihrer Art, die in deutscher Sprache erschienen ist, und bildet eine interessante Alternative zu Bd. 469 der Neuen Brehm-Bücherei: „Eulen" von S. Eck und H. Busse. Das Werk ist aus Beiträgen zahlreicher Ornithologen zusammengesetzt, deren gemeinsame Herausgabe J. A. Burton übernahm.

Das Buch ist in drei Teile gegliedert. Im ersten Teil werden die Eulen anhand der Merkmale und Besonderheiten vorgestellt, die sie als geschlossene Gruppe gegenüber allen übrigen Vögeln auszeichnen. Weitere Beiträge dieses Abschnitts widmen sich den bislang fossilen Eulenarten sowie den vielfältigen Beziehungen zwischen Menschen und Eulen in Mythologie und Kulturgeschichte.

Im zweiten Teil werden alle bis 1982 beschriebenen Eulenarten umfassend vorgestellt, wobei sehr schnell deutlich wird, wie wenig über zahlreiche tropische Arten bislang bekanntgeworden ist. Exakte Verbreitungsangaben und in fast allen Fällen Karten sind neben Abbildungen der Vögel selbst für alle Arten angefügt; aufschlußreiche Fotografien wechseln hier mit ausgezeichneten Illustrationen von J. Rignall ab. Beiträge über Gefährdungsursachen und Schutzbemühungen sowie die Entstehung und Zusammensetzung von Gewöllen schließen den zweiten Teil ab. Der dritte Abschnitt beinhaltet neben einer Vorstellung der Autoren der Einzelbeträge und dem Register Tabellen, die die Stimmen der Eulenarten übersichtlich darstellen.

Der Text ist gut lesbar formuliert, ohne daß die Information dadurch beeinträchtigt worden wäre, und wird somit dem Anspruch eines populärwissenschaftlichen Werkes für breite Leserkreise gerecht. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied zum bereits o. a. Werk von Eck und Busse, das mit seinen ausführlichen und exakten Informationen auch für den Fachmann eine wertvolle Quelle darstellt. Konsequent in dieser Zielsetzung verzichtet „Eulen der Welt" von J. A. Burton auf ein weiterführendes Literaturverzeichnis.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß das Buch eine abgerundete Darstellung der Familie Strigidae bietet und dem Wunsch eines Interessierten nach einer Übersicht über den heutigen Kenntnisstand bei Eulen gerecht wird. Dies wird lediglich eingeschränkt durch die Tatsache, daß nach Manuskriptschluß zwei weitere Eulenarten, *Otus albertina* Prigogine, 1983, und *Otus petersoni* Fitzpatrick & O'Neill, 1986, neu beschrieben wurden.

C. Hinkelmann

Lantermann, S. & W. Lantermann (1986): *Die Papageien Mittel- und Südamerikas. Arten, Haltung und Zucht.* 205 S. mit zahlreichen Abbildungen. M. & H. Schaper, Hannover.

Die Autoren bemühen sich um eine breitgefächerte Übersicht über neotropische Papageienarten, wobei der Schwerpunkt auf deren Pflege in menschlicher Obhut gelegt ist. Das Buch beginnt mit einer Auflistung aller rezenten Psittaciden Mittel- und Südamerikas einschließlich der karibischen Inseln. (Die in jüngster Vergangenheit ausgerotteten Arten der Region werden am Schluß des Buches angeführt.) Von diesen 132 Arten werden allerdings nur 36 ausführlicher vorgestellt. Hierbei handelt es sich in erster Linie um Papageien, die aufgrund regelmäßiger Importe für die Haltung von Interesse sind. Es fehlen jedoch auch alle Sittiche, jene kleineren, langschwänzigen Psittaciden, die von Papageienhaltern ungeachtet ihrer systematischen Verwandtschaft als eigene Gruppe betrachtet werden.

Den allgemeinen Aspekten der Haltung von Papageien in menschlicher Obhut wird erfreulich viel Raum gewidmet (37 S.). Importstatistiken, Ratschläge zum Kauf, zu geeigneten Unterbringungsmöglichkeiten oder Ernährung, Hinweise zur Prophylaxe und Behandlung von Krankheiten sowie zur Geschlechtsbestimmung und Gedanken zur Erhaltung gefährdeter Arten durch Gefangenschaftszuchten geben einen guten Überblick über den Themenkomplex Papageien in Menschenhand. Vervollständigt werden diese praktischen Hinweise in den Kapiteln, in denen die 36 ausgewählten Arten vorgestellt werden. Hierfür wurde auch eine breitgefächerte Auswertung des Schrifttums nach

Haltungs- und Zuchtberichten, aber auch nach ethologischen und avifaunistischen Veröffentlichungen vorgenommen.

Für den Papageienliebhaber und -halter stellt dieses Buch eine sehr brauchbare Grundlage, aber auch, dank des ausführlichen Literaturverzeichnisses, ein wertvolles Nachschlagewerk dar.

C. Hinkelmann

Riedl, R. (1983) (Hrsg.): *Fauna und Flora des Mittelmeeres.* Unter Mitarbeit von Erich Abel, Wien, Jan Kohlmeyer, Morehead-City (USA), Hermann Kusel, Mödling, Dieter Matthes, Erlangen, Rupert Riedl, Wien, Lucia Rossi, Torino, Luitfried v. Salvini-Plawen, Wien, Michele Sará, Genua und Peter Dworschak, Wien. 836 S., 3512 Abb., zahlr. Karten. Verlag Parey, Hamburg, Berlin.

Dieses Buch ist eine auf das gesamte Mittelmeer erweiterte Auflage der von Riedl herausgegebenen „Fauna und Flora der Adria". In systematischer Abfolge werden hier Meerespflanzen und Tiere von den Blaualgen und Diatomeen bis zu den Vögeln und Meeressäugern vorgestellt. Die systematischen Einheiten, die darin behandelt sind, werden kurz charakterisiert. Der Umfang der darin betrachteten Artengruppe wird angegeben; ebenso das Vorkommen, die Biologie und Entwicklung. Dennoch ist das Werk in erster Linie eine Bestimmungshilfe. Diese Aufgabe wird durch zahlreiche Abbildungen und Tafeln, auch ohne viel zu lesen, ermöglicht. Die Auflistung der Arten steht, dadurch daß sie in Form von Abbildungslegenden gestaltet ist, in der Nähe der jeweiligen Schwarzweißtafeln. Auf diesen sind, sofern vorhanden, was im Wesentlichen erst von den Fischen aufwärts der Fall ist, die volkstümlichen Namen in verschiedenen (zum Teil über 10) Sprachen angegeben. Farbtafeln sind jedoch nach einem anderen Muster, aber doch in der Nähe der entsprechenden Schwarzweißabbildung, angeordnet. In unserer Ichthyologischen Abteilung hat sich das Buch schon als Nachschlagewerk zur aktuellen Bestimmung von Arten bewährt. Es enthält am Ende ein Sachlexikon mit Erklärung der Fachausdrücke sowie ein Sachregister der Namen der abgehandelten Arten.

K. Busse

Steinmann, H., & L. Zombori (1984): *A morphological atlas of insect larvae.* 403 Seiten, 1069 Abbildungen. Akadémiai Kiadó (Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften), Budapest.

Dieses Buch behandelt die äußere Morphologie der Jugendstadien der Insekten und bildet die folgerichtige Ergänzung zum „Atlas of insect morphology" der gleichen Autoren, der den äußeren Körperbau der Adultstadien zum Inhalt hat und inzwischen in zweiter Auflage erschienen ist (siehe folgende Besprechung und Bonn. zool. Beitr. 33: 111). Es ist in gleicher Weise aufgebaut wie sein Vorläufer: eine kurze Einführung erläutert Zweck und Darstellungsweise; der umfangreichere Bildteil (S. 9—326) bietet, nach Metamorphosetypen geordnet, und jeweils in einen allgemeinen und einen speziellen Teil, nach Insektenordnungen, untergliedert, klare Strichzeichnungen, die teils, mehr oder weniger verändert, aus der Literatur entnommen, teils neu sind, alle mit lateinischer Beschriftung und englischen Bildunterschriften; alphabetische Verzeichnisse der lateinischen und der englischen Termini, jeweils mit Übersetzung in die andere Sprache und Hinweisen auf die zugehörigen Abbildungen, erleichtern das Verständnis der gewählten Fachausdrücke und das Auffinden der benannten Strukturen im Bildteil; ein abschließendes Literaturverzeichnis gibt eine Auswahl wichtiger zusammenfassender Werke und Originalarbeiten, wobei vor allem solche Publikationen berücksichtigt sind, die als Quellen für Abbildungen herangezogen wurden.

Das vorliegende Buch kann besser als der Parallelband zur Imaginalmorphologie eine Lücke am Büchermarkt schließen, da Einführungen in die Kenntnis der Larven, die alle Ordnungen berücksichtigen und sich nicht auf die Fauna einzelner Lebensräume beschränken, selten sind; sein Hauptkonkurrent und zugleich eine seiner wichtigsten Quellen ist das zweibändige Werk „Larvae of insects" von A. Peterson. Als nützliche Ergänzungen zu diesem ist es zu empfehlen, zumal es durch seine Abbildungen in Verbindung mit dem Literaturverzeichnis den Benutzer gezielt auf die weiterführende Literatur, einschließlich neuerer Arbeiten, hinweist, die ihn befähigt, die abgebildeten Einzelfälle besser zu verstehen, mit verwandten Formen zu vergleichen und die angebotenen Interpretationen kritisch zu beurteilen. Hier zeigt sich, daß ein Bildwerk allein kaum ausreicht, den unvorgebildeten Leser in das umfangreiche Gebiet der Larvalmorphologie einzuführen; ein erläuternder Textteil wäre erwünscht, aber auch eine maßvolle Erweiterung der Bildunterschriften und der Wörterverzeichnisse um die nötigsten Erläuterungen könnte schon hilfreich sein. So verlangen wenig bekannte Ausdrücke wie „scolus", für den keine englische Übersetzung gegeben wird und dessen Bedeutung auch nicht aus einem lateinischen Wörterbuch entnommen werden kann — ist er vom griechischen σκῳλος = σκόλοψ, Spitzpfahl, abgeleitet? —, nach einer Definition, damit sie auch in anderen als in den abgebildeten Fällen richtig angewandt werden können.

Verschiedene Termini werden in einigen Fällen für gleichartige oder ähnliche Bildungen verwendet, die Autoren begründen dies mit Unterschieden in der gebräuchlichen Fachsprache der Spezialisten. Solche Synonymien wären leichter zu überschauen, wenn in den Wörterverzeichnissen neben der Übersetzung in die jeweils andere Sprache auch Synonyme aus der gleichen Sprache und Hinweise auf etwaige feine Bedeutungsunterschiede gegeben würden. Ohne derartige Hilfen ist beispielsweise nicht ersichtlich, nach welchen Kriterien sich die Verwendung der lateinischen Wörter corium und membrana, beide für das englische Wort membrane, richtet, und welche Gesichtspunkte zu beachten sind, um zwischen den lateinischen Begriffen coriaceum, membranaceum und molle für das englische Wort skin zu wählen. Eine nützliche Orientierungshilfe wäre es auch, wenn die Gattungsnamen in den Bildunterschriften durch die Angabe der Familien ergänzt würden. Die Zahl der Fehler scheint, am Umfang des Buches gemessen, erfreulich gering zu sein; vielleicht würde es sich lohnen nachzuprüfen, ob die Quellenhinweise zu den Abbildungen in einigen Fällen ergänzt werden können. Schließlich sei auch hier der Vorschlag gemacht, die Mittelbeine nicht mit dem Attribut „medialis", sondern mit „medius" oder „intermedius" zu umschreiben, um einen Widerspruch mit der herkömmlichen Bedeutung des Wortes „medial" zu vermeiden.

H. Ulrich

Steinmann, H., & L. Zombori (1985): *An atlas of insect morphology*. Second, revised edition. 253 Seiten, 756 Abbildungen. Akadémiai Kiadó (Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften), Budapest.

Die vorliegende zweite Auflage erschien nur vier Jahre nach der ersten (s. Bonn. zool. Beitr. 33: 111). Die Anlage des Werks blieb unverändert; hinzugekommen ist aber ein Literaturverzeichnis, wodurch der praktische Nutzen des Buches wesentlich gesteigert wurde. Einige zusätzliche Abbildungen wurden eingefügt; durch Zusammenfassen einzelner Figurenpaare unter jeweils einer Nummer wurde erreicht, daß die bisherige Numerierung der Gesamtzahl 756 erhalten blieb.

Etliche Fehler und Inkonsequenzen der ersten Auflage sind nun berichtigt, für spätere Auflagen bleibt aber noch manches zu verbessern. Nach wie vor werden in einigen Fällen homologe Strukturen mit verschiedenen Termini und unterschiedliche Bildungen mit dem gleichen Ausdruck belegt. So wird die Naht, die die Coxa in einen proximalen und einen distalen Teil gliedert, in Fig. 261 richtig als sutura basicostalis, in Fig. 748 und 749 als sutura coxalis bezeichnet, obwohl dieser Ausdruck in Fig. 260 in anderem Sinne gebraucht wird. Der proximale Teil ist in Fig. 261 richtig als basicoxa und meron, in Fig. 748 und 749 als coxopodium beschriftet, ein Terminus, der bei den Genitalien in anderem Sinn gebraucht wird. In der Benennung der Felder des Thorakalskeletts findet sich noch mancher Fehler, beispielsweise beim Dipterenthorax (Fig. 200 und 234), wo Teile der Pleuren falsch benannt oder verwechselt und die Grenzen zwischen Tergum, Pleuron und Sternum falsch gezogen sind. Membranöse Zonen zwischen den Gliedern von Palpen (Fig. 62, 69) und zwischen Tergum, Pleuron, Coxa und Sternum eines Thorakalsegments (Fig. 748) werden als phragmata intersegmentalia bezeichnet, obwohl der Begriff „Phragma" breiten Innenleisten vorbehalten sein sollte und die betreffenden Membranen wie die benachbarten Sklerite einem und demselben Körpersegment angehören. Der Begriff „medialis" für mittlere Glieder von Extremitäten (z. B. Fig. 67, 69) und für die Mittelbeine (Fig. 2) sollte besser durch „medius" oder „intermedius" ersetzt werden; für die Hüften der drei Beinpaare (Fig. 195 ff.) hätten statt coxa anterior, medialis und posterior die kürzeren und durchaus gebräuchlichen Bezeichnungen aus der ersten Auflage (praecoxa, besser procoxa, mesocoxa, metacoxa) beibehalten werden können, zumal entsprechende Bezeichnungen, wie metatrochanter oder fossa metacoxalis (Fig. 227), weiterhin benutzt werden. Die zum Vergleich nebeneinander gestellten Flügelabbildungen verschiedener Insektenordnungen (Fig. 331—371), eine nützliche Ergänzung zur vorausgehenden detaillierten Darstellung der einzelnen Flügelbezirke, könnten durch Benennung der Adern noch gewinnen.

Insgesamt ist der Atlas in seiner zweiten Auflage besser und nützlicher geworden, und von künftigen Auflagen ist noch manche weitere Verbesserung zu erwarten. Eine Beschäftigung mit den zahlreichen Abbildungen ist anregend, die vorgeschlagene Terminologie sollte aber nicht in jedem Fall kritiklos übernommen werden. Die berücksichtigte und zitierte Literatur beschränkt sich vielfach auf bekannte Lehr- und Handbücher oder vergleichbare zusammenfassende Darstellungen und ist teilweise durch neuere Spezialarbeiten überholt.

H. Ulrich

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 38, Heft 2, 1987

INHALT

Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae)
H. Pschorn-Walcher 73

Notes on *Dicrurus m. modestus* (Hartlaub) and remarks on the *modestus* and *adsimilis* groups of drongos
R. de Naurois 87

Schmelzbandbreiten an Molaren von Schermäusen (*Arvicola* Lacépède, 1799)
U. Röttger 95

Analyse einer subfossilen Rehpopulation aus NO-Bulgarien
E. von Lehmann 107

Geckos der Gattungen *Ptyodactylus* und *Hemidactylus* aus der Arabischen Republik Jemen
J. P. Fritz & F. Schütte 115

Verzeichnis der Meeres-Nemertinen (Nemertini) von den iberischen Küsten und angrenzenden Meeren
J. I. Saiz Salinas 129

Johann Friedrich Klapperich (1913—1987)
H. Roer 147

Buchbesprechungen 149

QL
1
B72Z
NH

QL1
B72Z
NH

ONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
JAN [illegible] 1988
LIBRARIES

Band 38, Heft 3, 1987 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Die Autoren dieses Heftes
widmen ihre Beiträge
über afrikanische Wirbeltiere
Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut
zum 85. Geburtstag

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 155—172	Bonn, Oktober 1987

A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical considerations on African Soricidae

R. Hutterer, E. Van der Straeten & W. N. Verheyen

Abstract. A checklist of the shrews of Rwanda is given. Sixteen species are recognized of which seven are new records for the country. Species richness is high in the remnant montane forest areas; all Central African endemic species are restricted to this habitat. Conservation of the highly threatened forests is therefore essential for the survival of the unique small mammal fauna of Rwanda and its neighbour countries. A comparative analysis of the species numbers of most African countries and their species-area relationship show that Rwanda, Uganda, Zaire and Cameroon house a high proportion of the entire shrew fauna of Africa. This finding is in accordance whith the postulated existence of Pleistocene refuge areas in the Cameroon Mountains and the Albertine Rift.

Key words. Mammalia, Soricidae, Rwanda, checklist, species richness, species-area relationship, montane forest.

Introduction

Unlike other vertebrate groups such as birds (e. g. Prigogine 1985), the small mammals of the Central African countries are poorly known. Basic data like species numbers, population densities, habitat requirements etc. are not generally available and numerous taxonomic problems make it often difficult to identify the species and to recognize them in the field. To increase the knowledge of small mammals of Central Africa, members of the University of Antwerpen worked in Rwanda from 1980 to 1984 to collect and study mainly rodents, insectivores and bats (Van der Straeten & Verheyen 1983; Baeten et al. 1984; Hutterer & Verheyen 1985). The present report summarizes all the data on shrews and discusses biogeographical and conservational aspects of the findings. The information supplied by previous authors (Lönnberg & Gyldenstolpe 1925; Gyldenstolpe 1928; Frechkop 1944; Pirlot 1964; Elbl et al. 1966; Heim de Balsac 1968; Heim de Balsac & Verschuren 1968; Dieterlen & Heim de Balsac 1979; Hutterer 1986b) is included as far as the territory of Rwanda is concerned.

The assessment of the species number and the species composition recorded from a certain country like Rwanda would require reliable data from other countries in Africa. Unfortunately these data are meagre as far as the literature is concerned. We therefore decided to compile species lists for most African countries and islands from the scattered literature and from our own data files. Using these data we are now able to perform a first biogeographical analysis of the variation of shrew communities in Africa.

Material and methods

Eighty-eight shrews were collected in Rwanda during October/December 1981 (E. Van der Straeten, J. Hulselmans), May/July 1982 (E. V., W. Verheyen, A. Wilson), and March 1984 (M. Michiels), being 2.5 % of the total catch of small terrestrial mammals. Specimens (in alcohol, skulls extracted) will be deposited in the Museum voor Midden Afrika, Tervuren (KMMAT). Additional material from Rwanda was studied in the museum collections of Basel (NMB), Berlin (ZMB), Bonn (ZFMK), Stuttgart (SMNS), Tervuren, Washington (USNM) and Zürich (ZMUZ). Fig. 1 shows the localities in Rwanda from where shrews have been reported. All localities except for no. 3 (Gabiro) and no. 14 (Mutara) were visited by the Belgian teams.

For the comparison of the species compositions of shrews in two different habitats the coefficient of community CC = $2S_{ab}/(S_a + S_b)$ was used, where S_{ab} is the number of species in both samples, S_a the number of species which occur in sample a, and S_b the number of species which occur in sample b (Whittaker 1975; Happold 1985). CC values range from 1.0 (exact similarity) to 0.0 (no similarity).

Species numbers of shrews were compiled for 39 countries and 5 islands of Africa from all available literature sources and unpublished file data by the senior author. Specimen numbers were based on a new checklist of African Soricidae comprising 137 species; this list, not as yet published, deviates to 27 % from the last comprehensive checklist of Heim de Balsac & Meester (1977). Species numbers are listed in the Appendix. These numbers are composed of the number of species definitely recorded, and the number of species which occur in all probability. The conditions for the inclusion of a species in the second group was that (1) the referred species was definitely recorded from a neighbour country, and (2) that the same type of vegetation zone was present in both countries. The data on area size were taken from Murray (1981) and other geographical sources.

According to the equilibrium theory of island biogeography (MacArthur & Wilson 1967; Simberloff 1974), species-area relations were described with the power function $\log S = \log C + z \log A$, where S is the number of species or species richness, A is area, C is the intercept and z is the slope of the regression line (Connor & McCoy 1979; Lawlor 1986). The least-squares method was used for the calculation of the regression lines.

Records of Soricidae from Rwanda

Sylvisorex granti Thomas

Specimens: 1 ♀, Kitabi, 30 Oct. 1981, edge of Nyungwe Forest. This is the first record from Rwanda but the species was known from mountain regions on the west side of the Albertine Rift. The species may be regarded as a Central African endemic although two subspecies of debatable status occur in mountains of Cameroon and East Africa; these forms may in fact be species rather than subspecies.

Sylvisorex lunaris Thomas

Specimens: 2, sex unknown, Karisoke and Visoke, 7 Jun., 11 Jul. 1982, montane forest. *Sylvisores lunaris* was known before from Rwanda by a single male collected by Elbl et al. (1966) at Uwinka, Nyungwe Forest. The new specimens come from the Virunga Mountains National Park, where the species had been formerly collected at least twice in the Zairese part: Lönnberg & Gyldenstolpe (1925) recorded it as *Sylvisorex ruandae* from bamboo forest on the northern slope of Mt. Sabynyo, now in Zaire. *S. ruandae* is currently regarded as part of *S. lunaris* (Heim de Balsac & Meester 1977). There is a further specimen from Kabara, Virunga Mts., in the Brussels Museum (IRSNB 13.855) not mentioned in the literature before; this place is situated in mountain forest between the volcanoes Mikeno and Karisimbi and is famous for its gorilla population (see Schaller 1963, fig. 9, for an aerial view). *Sylvisorex lunaris* is also known from the Echuya Swamp, western Uganda, from the Kahuzi range, Zaire, and the Ruwenzori range, Zaire und Uganda (Dieterlen & Heim de Balsac 1979). The species has a very restricted range (Fig. 2) and may be classified as a Central African endemic.

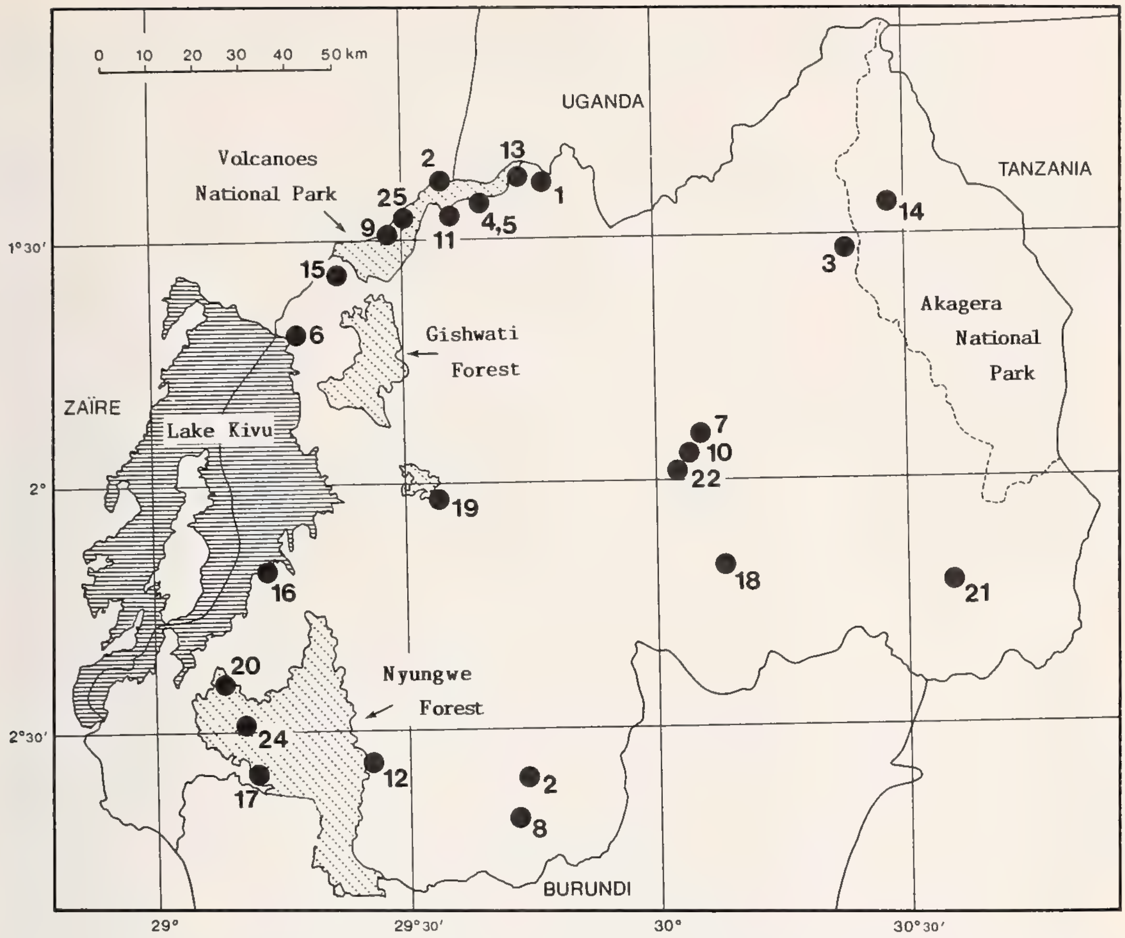

0 10 20 30 40 50 km
UGANDA
TANZANIA
Volcanoes National Park
Gishwati Forest
ZAÏRE
Lake Kivu
Akagera National Park
Nyungwe Forest
BURUNDI
1°30′
2°
2°30′
29°
29°30′
30°
30°30′
1
2
3
4,5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
24
25

Fig. 1: Map of Rwanda showing the collecting localities listed in the gazetteer. Montane forest regions shown as dotted areas.

Gazetteer

1.	Bugarama	01.23 S 29.47 E	1850 m
2.	Butare	02.36 S 29.44 E	1700 m
3.	Gabiro	01.31 S 30.24 E	1400 m
4.	Gahinga	01.24 S 29.40 E	2700 m
5.	Gasiza	01.25 S 29.40 E	2360 m
6.	Gisenyi	01.42 S 29.16 E	1480 m
7.	Kabuye	01.54 S 30.04 E	1450 m
8.	Kansi	02.41 S 29.44 E	1700 m
9.	Karisoke	01.29 S 29.29 E	3100 m
10.	Kigali	01.57 S 30.04 E	1500 m
11.	Kinigi	01.26 S 29.36 E	2250 m
12.	Kitabi	02.34 S 29.26 E	2200 m
13.	Muhabura	01.22 S 29.42 E	2200 m
14.	Mutara	01.26 S 30.28 E	1480 m
15.	Mutura	01.34 S 29.22 E	2200 m
16.	Nduba	02.13 S 29.13 E	1700 m
17.	Ntango	02.36 S 29.13 E	1900 m
18.	Nyamata	02.10 S 30.06 E	1500 m
19.	Nyange	02.03 S 29.33 E	2000 m
20.	Routabansougera	02.26 S 29.11 E	1750 m
21.	Rukira	02.13 S 30.35 E	1550 m
22.	Ruliba	01.57 S 30.00 E	1400 m
23.	Sabynyo	01.24 S 29.35 E	2400 m
24.	Uwinka	02.29 S 29.12 E	2450 m
25.	Visoke	01.27 S 29.30 E	2700 m

Sylvisorex megalura (Jentink)

Specimens: 1 ♂, Bugarama, 18 June 1982, park area. This is the first definite locality record from Rwanda although the species was said to occur in "Rwanda" (Heim de Balsac & Meester 1977). Their reference may have been based on a specimen in the Tervuren Museum (KMMAT 81-38-M2) from Astrida (= Butare) taken in 1952.

Another specimen from Butare is in the Zürich Museum. *Sylvisorex megalura* is commonly found in open forest, moist savanna, and swamps. It is one of the widely distributed shrew species in tropical Africa (Fig. 2).

Sylvisorex vulcanorum Hutterer & Verheyen

Specimens: 3 ♀, 3 of unknown sex, Karisoke, 9—12 June 1982, Visoke, 4 June 1982, Kinigi, 31 May 1982, Uwinka, 9 Dec. 1981; all from mountain forest or edge of mountain forest. This recently described species is only known from the material listed above and a single museum specimen from the Zairese part of the Virunga Mountains (Hutterer & Verheyen 1985). The discovery of this tiny shrew is remarkable insofar as it is known only from the mountains east of Lake Kivu, while several other shrew species (*Crocidura kivuana*, *C. stenocephala*) occur only west of Lake Kivu in the Kahuzi Mountains. It is perhaps only a matter of time until *S. vulcanorum* will be found in other regions as well, but intensive collecting in the Kivu area by Pirlot, Rahm, Verschuren and Dieterlen (see Dieterlen & Heim de Balsac 1979) has never yielded this shrew.

Scutisorex somereni Thomas

Not collected during the recent campaign, but the species was recorded by Pirlot (1964) from gallery forest on the eastern side of Lake Kivu, and by Elbl et al. (1966), Rahm (1965, 1966) and Dieterlen & Heim de Balsac (1979) from Uwinka, Nyungwe Forest. 16 specimens, all from Uwinka, were examined at the SMNS, USNM, ZFMK, and ZMUZ.

Ruwenzorisorex suncoides (Osgood)

This extremely rare shrew was collected only once in Rwanda: Elbl et al. (1966) recorded it from Uwinka, Nyungwe Forest, where they found it near a brook in mountain forest. This genus is endemic to the Albertine Rift; it is known by five specimens from Kalongi, Ruwenzori Mountains, from Irangi, Zaire, and from Uwinka, Rwanda (Hutterer 1986a).

Paracrocidura maxima Heim de Balsac

Specimens: 1 ♀, Routabansougera, 16 July 1982, along brook at edge of primary forest. The specimen represents the first recent record from Rwanda, as briefly mentioned by Hutterer (1986b). A historical specimen from Gisenyi in the Berlin Museum (ZMB 37015) was collected in 1930. At that time there was probably forest around the city of Gisenyi, but it is unlikely that the species still occurs there today. *P. maxima* has a very restricted distribution similar to that of *Ruwenzorisorex suncoides*.

Crocidura cf. *fuscomurina* (Heuglin)

Specimens: 3, sex unknown, Rukira, 22—25 Nov. 1981, 19 July 1982, tree savanna. This is the first record of a member of the *fuscomurina* group from Rwanda. The taxonomy of this group of very small shrews is difficult (see Hutterer 1983) and the identification must therefore remain tentative. *Crocidura planiceps* Heller, described from Rhino Camp, Uganda, might also occur in Rwanda, but the skulls of the three specimens at hand are in better accordance with the holotype of *fuscomurina* (figured by Hutterer 1983) than with the holotype of *planiceps* (figured by Hollister 1918).

Crocidura hildegardeae Thomas

Specimens: 1 ♀ and 6 of unknown sex, Butare, 8 Nov. 1981, Rukira, 22—25 Nov. 1981, 19 July 1982, Nyange, 2 Dec. 1981, Kansi, 17. Dec. 1981, in garden, cultures, and tree savanna. This species was recorded by Elbl et al. (1966) from Uwinka, Nyungwe Forest. However, their single specimen (now USNM 340802) represents *C.* cf. *nigrofusca* rather than *C. hildegardeae.* A specimen (USNM 535395) from Mimuli (near Mutara), not mentioned by these authors, proves the presence of *C. hildegardeae* in Rwanda, though. Another specimen was collected by Dieterlen at Butare (SMNS). The species seems to be rather common in the cultivated zones and moist savannas of Rwanda.

Crocidura lanosa Heim de Balsac

The species was not found during the recent campaign but the type series was taken at Uwinka, Nyungwe Forest (Heim der Balsac 1968), where it was also found by Dieterlen & Heim de Balsac (1979). Specimens from this locality are in the NMB, SMNS, USNM, and ZMUZ. This remarkable species is at once recognized by its large size and its long and woolly pelage. For the present it is only known from the Nyungwe Forest, Rwanda, and the Kahuzi Mountains, Zaire.

Crocidura nanilla Thomas

Specimens: 1, sex unknown, Butare, 7 Nov. 1981, in garden. This is the first record of the species in Rwanda but it is known from Uganda, Kenya and Zaire and some West African countries (Heim de Balsac & Meester 1977). Gyldenstolpe (1928) mentioned *C. nanilla* from Kabare, near Bukavu, Zaire, which is close to Rwanda. *C. nanilla* is one of the smallest African shrews and therefore uncommen in collections.

Crocidura cf. ***nigrofusca*** Matschie

Specimens: 1, sex unknown, Bugarama, 18 June 1982, in cultivated park area. This is the species which Dieterlen & Heim de Balsac (1979) recorded from Butare and Gabiro under the name *C. turba* Dollman. A further specimen from Uwinka (USNM 340802) was listed by Elbl et al. (1966) as *C. hildegardeae.* The taxonomic treatment of this species is rather difficult. Heim de Balsac & Meester (1977), referring to unpublished results of N. J. Dippenaar, used the name *C. zaodon* Osgood for the large blackish shrews occurring in Rwanda, Zaire and Uganda. Dippenaar (1982) presented some evidence to distinguish between *C. turba* and *C. zaodon* in Zambia. Using his graphs, the Rwanda specimen falls well into the range of *C. zaodon.* However, an examination of the holotypes of *Crocidura nigrofusca* Matschie (ZMB) and *C. luluae* Matschie (NMB) by R. Hutterer led him to the conclusion that these two names represent the same species called *C. zaodon* by Heim de Balsac & Meester (1977) and Dippenaar (1982). We therefore use *C. nigrofusca,* which seems to be the oldest available name, as pending a taxonomic revision of this difficult group.

Crocidura occidentalis (Pucheran)

Specimens: 10 ♂, 24 ♀, 31 of unknown sex; Bugarama, 16 June 1982, Butare, 16 Nov. 1981, Gahinga, 24 June 1982, Gasiza, 22 June 1982, Gisenyi, 2 March 1984, Kabuye, 24 March 1984, Karisoke, 7—8 June 1982, Kigali, 19—22 March 1984, Kinigi, 31 May to 1 June 1982, Kitabi, 1—4 Nov. 1981, Muhabura, 20 June 1982, Mutura, 23—25 Oct. 1981, Ntango, 24 May, 1982, Nyamata, 11 Nov. 1981, Nyange, 3 Dec. 1981, Routabansougera, 19 Oct. 1981, 14—17 July 1982, Rukira, 22—26 Nov. 1981, 19—20 July 1982, Ruliba, 29 March 1984, Sabynyo, 17 June 1982, Uwinka, 23 May 1982, Visoke, 5 June 1982; from gardens, park area, rice farm, pyrethrum plantation, eucalyptus forest with dense undergrowth, papyrus stands along river, tree savanna, dry forest, secondary growth at edge of primary forest, montane forest, montane bamboo forest. This is by far the most common shrew in Rwanda and elsewhere in tropical Africa. It occurs in all available habitats but the cultivated zones are generally preferred. Previously, *C. occidentalis* was recorded by Frechkop (1944) from Gabiro, Akagera National Park, by Elbl et al. (1966) from Uwinka, Nyungwe Forest, and by Dieterlen & Heim de Balsac (1979) from Mutara, also in the Akagera Park. Pregnant females were found in July (1 x), October (3 x) and November (3 x). The mean embryo number was 2.3 with a range from 2—3 (n = 7).

Crocidura roosevelti (Heller)

Not collected, but Heim de Balsac & Verschuren (1968) recorded this species from the Akagera National Park. No exact locality was given by the authors, and we did not trace the specimen, neither in the Tervuren nor in the Brussels Museum.

Crocidura sp.

A single specimen (ZMUZ 17448), collected at Mimuli (near Mutara) on 8 Nov. 1964 by u. Goepel, could not be identified. The specimen, a female, is similar to *C. nigrofusca* in overall size and cranial characters but is distinctly ligher coloured. The dorsal hair is dark brown (not blackish) and the ventral hair greyish brown. In colour it is similar to *C. hirta* (a species not yet recorded from Rwanda) but the teeth, particularly the small first upper incisor, do not fit with *C. hirta*. The specimen, which was collected in tree savanna, indicates the presence of a further species in Rwanda.

Suncus murinus (Linnaeus)

The Berlin Museum has a skull of *Suncus murinus* collected by R. Kandt at "Kivu-See" (ZMB, uncatalogued) about 1900. The collector (see Kandt 1921) spent some time in the region east of Lake Kivu, in what is now Rwanda. It is possible that this commensal Asian shrew came via the trade routes from the Kenyan/Tanzanian coast, as has been demonstrated for the black rat (*Rattus rattus*) by Dieterlen (1979). This is the first and only evidence that the Asian house shrew once reached Lake Kivu.

Habitat preference and niche partition

Although shrew ecology was not the main subject of the work in Rwanda, the collected data do allow some interesting statements on this subject. As shrews are predominantly insectivore and terrestrial, they form a well defined ecological guild which is in little or no competition with similar sized terrestrial mammals like rodents. It is therefore admissible to consider ecological relationships only within this group.

In Table 1 we have listed the habitats in which the different species were found. The shrews can be arranged into three main groups: (1) species which occur almost

Table 1: Occurrence of shrews in different habitats in Rwanda; *Suncus murinus* omitted. ● Central African endemic, ○ widely distributed species.

Species	Remnant montane forest(1)	Eucalyptus forest	Moist savannas	Cultivated land and settlements
Sylvisorex granti	●			
Sylvisorex lunaris	●			
Sylvisorex megalura				○
Sylvisorex vulcanorum	●			
Scutisorex somereni	●			
Ruwenzorisorex suncoides	●			
Paracrocidura maxima	●			
Crocidura cf. *fuscomurina*		○	○	
Crocidura hildegardeae			○	○
Crocidura lanosa	●			
Crocidura nanilla				○
Crocidura cf. *nigrofusca*	○	○	○	
Crocidura occidentalis	○	○	○	○
Crocidura roosevelti			○	
Crocidura sp.			○	

(1) includes forest patches and secondary growtn along borderlines of shrinking forests.

exclusively in the montane forest zone, (2) species which occur only in the savanna zone and (3) species which occur in both zones. Seven species live in the forest zone, five in the savanna zone, and two in both. The coefficient of community between forest and savanna zone is CC = 0.27 which is rather low. For example, similar values were found for primates, carnivores and artiodactyls of the rainforest and the Guinea savanna of Nigeria (Happold 1985). Anewed calculation of the shrews of the same vegetation zones (Hutterer & Happold 1983) results in a CC value of 0,2.

It is evident that the forest and savanna zones of Rwanda house different mammal communities. However, is there also evidence for a niche partition of the species of shrews within a single vegetation zone? Table 2 presents average weight data for the species collected in the forest and savanna zone of Rwanda. There is almost no overlap in weight between the species in the forest zone and little overlap between the species in the savanna zone. The overlap in the savanna zone is easily explained as this category is an assemblage of several sub-categories. So, the two species with a body weight of 7.0 g are distinguished by their morphology: *C. hildegardeae* is a terrestrial shrew, *Sylvisorex megalura* exhibits adaptations for a scansorial life (Vogel 1974).

More indirect evidence for a partition of the shrew species in the montane forest zone is presented in Table 3, showing the accumulation of species records in the Nyungwe Forest by different field parties over twenty years. No party collected the complete diversity of shrews but most parties added further species, probably as a result of setting traplines in a different part of the forest. The exact limits of the niches of each species are not known, but our data at least indicate their existence.

Probably the diversity of shrews in Rwanda is even larger both in the forest and the savanna zone; the gaps in the known size spectrum (Tab. 2) would provide space for further species of suitable size.

Table 2: Mean body weights (g) of shrews collected in Rwanda associated with the two main habitat categories; weight data from recent collections. Additional sources (Dieterlen & Heim de Balsac 1979; Hutterer 1981, 1986a) marked by an asterix.

<table>
<tr><th rowspan="2">Species</th><th colspan="2">Average weight</th></tr>
<tr><th>Montane Forest zone</th><th>Savanna zone</th></tr>
<tr><td><i>Sylvisorex vulcanorum</i> (N = 2)</td><td>3.5</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Crocidura nanilla</i> (N = 1)</td><td></td><td>3.5</td></tr>
<tr><td><i>Sylvisorex granti</i> (N = 1)</td><td>4.0</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Crocidura</i> cf. <i>fuscomurina</i> (N = 3)</td><td></td><td>4.5</td></tr>
<tr><td><i>Sylvisorex megalura</i> (N = 1)</td><td></td><td>7.0</td></tr>
<tr><td><i>Crocidura hildegardeae</i> (N = 5)</td><td></td><td>7.0</td></tr>
<tr><td><i>Crocidura roosevelti</i> (N = 1)*</td><td></td><td>9.0</td></tr>
<tr><td><i>Sylvisorex lunaris</i> (N = 2)</td><td>12.0</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Paracrocidura maxima</i> (N = 1)</td><td>16.0</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Ruwenzorisorex suncoides</i> (N = 1)</td><td>18.2</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Crocidura</i> cf. <i>nigrofusca</i> (N = 9)*</td><td></td><td>20.0</td></tr>
<tr><td><i>Crocidura lanosa</i> (N = 33)*</td><td>22.6</td><td></td></tr>
<tr><td><i>Crocidura occidentalis</i> (N = 62)</td><td colspan="2">———29.1———</td></tr>
<tr><td><i>Scutisorex somereni</i> (N = 7)*</td><td>60.1</td><td></td></tr>
</table>

Table 3: Captures of shrews in the Nyungwe Forest, Rwanda, 1962—1982.

Species	Year of collection				
	1962[a]	1964[b]	1964[c]	1981[d]	1982[d]
Sylvisorex granti				+	
Sylvisorex lunaris	+				
Sylvisorex vulcanorum				+	+
Scutisorex somereni	+	+	+		
Ruwenzorisorex suncoides	+				
Paracrocidura maxima					+
Crocidura lanosa	+	+	+		
Crocidura cf. *nigrofusca*	+				
Crocidura occidentalis	+			+	+
Species collected	6	2	2	3	3
Accumulated number of species	6	6	6	8	9

[a]Elbl et al. 1966; [b]Dieterlen & Heim de Balsac 1979; [c]Claude, in litt.; [d]This study.

Habitat and distribution pattern

All seven species confined to the montane forest zone of Rwanda (Tab. 1) have a very limited distributional range. For example, *Sylvisorex vulcanorum* is only known from the Virunga Mts. and the Nyungwe Forest, *Sylvisorex lunaris* only from the Ruwenzori Mts., the Virunga Mts., the Kahuzi Mts. and the Nyungwe Forest (Fig. 2). Other species have a slightly wider range, for example *Scutisorex somereni* from Entebbe, Uganda, to central Zaire. All these species, and many others, have in common that their distribution is restricted to the forest block of Central Africa and the attached mountain ranges. The species which exhibit this type of distribution pattern we term "Central African endemics". An example is shown in Fig. 2.

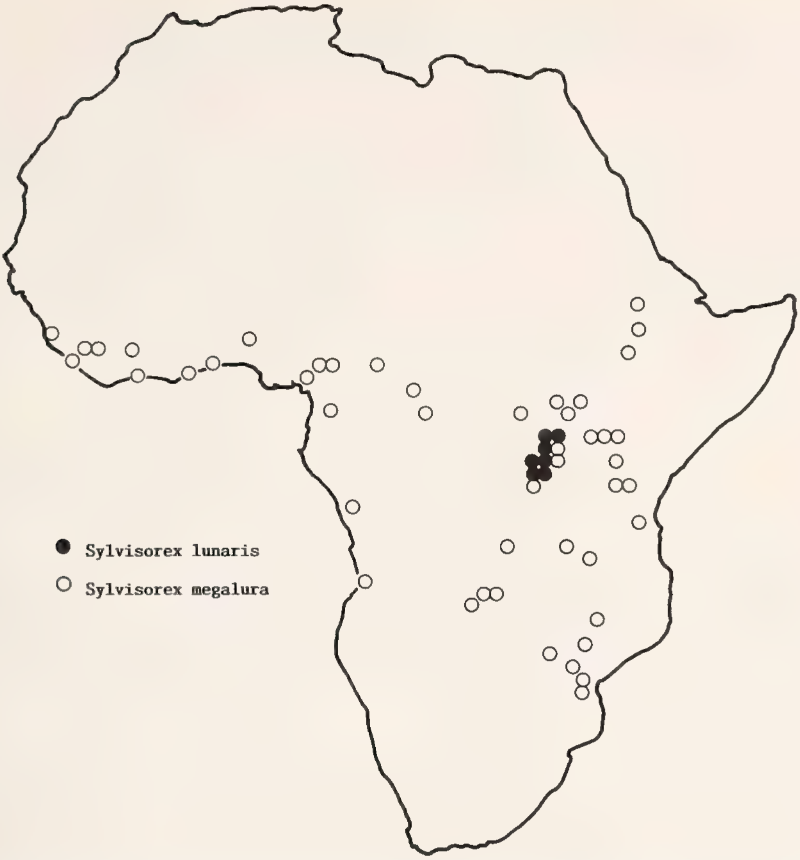


Fig. 2: Distribution pattern of a "Central African endemic" shrew (*Sylvisorex lunaris*) and a "widely distributed species" (*S. megalura*). Localities from the literature and from authors' files.

On the other hand the two species which occur in savanna and forest and the five species which only occur in the savanna zone have a distribution that covers large parts of tropical Africa. The pattern of *Sylvisorex megalura* is shown as an example in Fig. 2. We term these "Widely distributed species".

In Rwanda, all species classified as "Central African endemics" were found in the montane forest zone. However, does this hold true for other regions as well? In Table 4 we have listed species numbers and respective percentages of "Central African endemics" for thirteen localities in Central Africa, representing primary montane environments, primary lowland forests, transition zones, and moist savannas. There is a general trend notable in the table that the portion of Central African endemics is high in primary montane and lowland forest zones, medium in transition zones, and zero in the savanna zones. The transition zones are of particular interest. One of them, Luluabourg, is situated at the southern border of the Central African forest block, and the region where shrew collections were made is an intermixture of gallery forest patches, savanna, and cultivated land. Most probably all Central African endemic species were collected within the gallery forest. Another region, west of Lake Kivu, is situated on the eastern slopes of the Kahuzi Mts., extending to the western coast of the lake. It is a mosaic of cultivated land, secondary growth, swamps, and galleries or patches of indigenous forest (Dieterlen & Heim de Balsac 1979). This region,

Table 4: A comparison of the numbers of shrew species recorded from forest and savanna regions in Central Africa (Zaire, Uganda, Rwanda).

Locality, range	Total number of species	Central African endemics	Widely distributed species	Percent Central African endemics
		Primary montane environments[a]		
Ruwenzori Mts.[b]	8	7	1	87.5
Virunga Mts.[c]	7	5	2	71.4
Kahuzi Mts.[d]	13	11	3	84.6
Nyungwe Forest[e]	9	7	2	77.8
		Primary lowland forests		
Medje[f]	9	7	2	77.8
Irangi[d]	10	7	3	70.0
Kisangani[g]	7	4	3	57.1
		Transition zones		
Cultivation zone west of Lake Kivu[d]	11	5	6	45.4
Idjwi Island[h]	7	3	4	50.0
Luluabourg[j]	6	3	3	50.0
		Savanna zones		
Garamba N.P.[k]	12	0	12	0.0
Rhino Camp[l]	5	0	5	0.0
Rwanda[e]	8	0	8	0.0

[a]Includes montane forest, bamboo forest, montane prairies etc.; [b]Thomas & Wroughton 1910, Osgood 1936; [c]Heim de Balsac 1968 and this study; [d]Dieterlen & Heim de Balsac 1979; [e]This study; [f]Hollister 1916; [g]Colyn, pers. comm.; [h]Rahm & Christiaensen 1966, Dieterlen & Heim de Balsac 1979; [j]Heim de Balsac & Meester 1977; [k]Heim de Balsac & Verschuren 1968; [l]Hollister 1918.

although highly converted by man, houses Central African endemics like *Sylvisorex lunaris*, *S. granti*, and occasionally *Paracrocidura maxima*. This is supported by a coefficient of community of CC = 0.60 for the shrew communities of the transition zone and the primary Kahuzi environments, calculated from the data of Dieterlen & Heim de Balsac (1979). This transitional region, interlocked with the primary environments of the higher altitudes, supports some Central African endemics, while others like *Ruwenzorisorex suncoides* and *Crocidura stenocephala* only occur in the undisturbed primary environments. This indicates that even within the category "Central African endemics" there exists a graduation in the breadth of the ecological niche of each species.

Summing up, the primary montane and lowland forest environments of Central Africa house all the endemic species, while the savanna environments house none of them. Transitional zones with close contact to primary environments may support some, but not all endemic species.

Species numbers, latitude, and species-area relationships

Fifteen species of shrews have now been recorded from Rwanda. To illustrate the dimensions one should remember that the same number is valid for the whole of Europe, from Portugal to the Ural Mountains. The diversity of shrews is therefore high in Rwanda, and the data presented before indicate an even higher species number which may reach up to twenty. How should one assess the particular number of 15 in relation to other countries in Africa?

It has generally been predicted that species diversity should vary with latitude (Fischer 1960); this prediction was therefore tested for the 39 African countries, for which species numbers of shrews are listed in the Appendix; latitude midpoints were taken from the centre of each country. The result is shown in Fig. 3; regression curves were calculated separately for the northern and the southern hemisphere. There is a significant increase in species number towards the equator on the northern hemisphere ($r = -0.75$, $p < 0.001$), and a lesse significant increase on the southern hemisphere ($r = -0.55$, $p < 0.05$). Latitude explains 56 % of the variation of the species number on the northern, and only 30 % of the variation on the southern hemisphere of Africa. The high species number of Rwanda comes up to the expectation, but no further evidence can be taken from this analysis.

If the same species numbers are brought in relation to the area of the country, the result shows an increase of species richness with increasing area. The picture gets clearer when islands are treated separately and continental countries are classified roughly into three main vegetation categories: (1) countries with a high portion of rain forest,

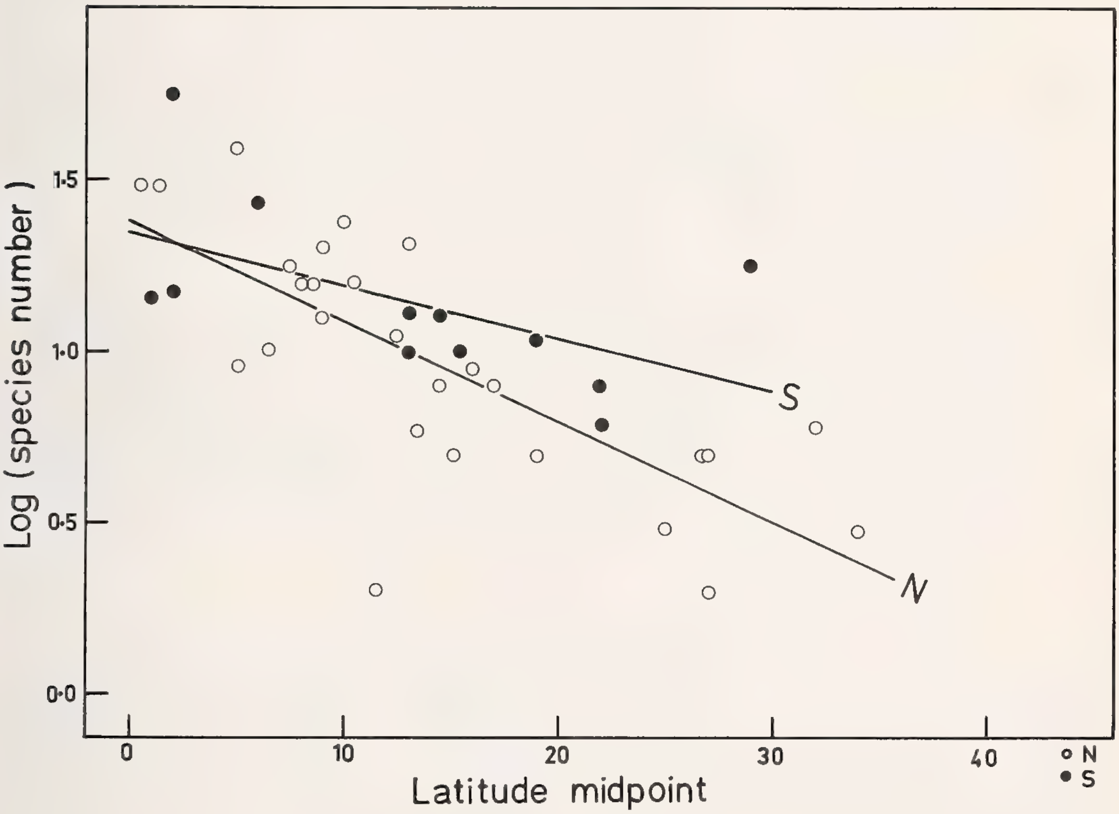


Fig. 3: Log species/latitude relation for the shrews of 39 African countries; regression lines drawn separately for the northern hemisphere (open symbols) and the southern hemisphere (black symbols).

(2) countries with a high portion of dry savannas and desert, and (3) countries with a mixture of different vegetation zones which do not allow a clear assignment to one of the first two categories. The classification of Africa's countries into one of the three classes is presented in Fig. 4. The Figure shows that absolute species numbers are higher in rain forest countries and lower in arid countries and also in small tropical islands. The correlation coefficients of the power functions are significant for islands, forest countries and mixed countries, but not for arid countries (Tab. 5). There is no significant correlation between the number of shrew species and the area of the arid countries of Africa. Therefore area explains nothing or little of the variation of the species number in arid countries, but 50 % of the variation in mixed countries, 55.3 % in forest countries, and 57 % in islands. However sample size is low in the island sample and therefore does not allow further interpretation.

The z value, which expresses the slope of the regression lines, increases stepwise from the arid countries to the islands (Fig. 4; Tab. 5). The high z value for the islands is probably caused by the higher effect of isolation and extinction in small and distant islands (Lawlor 1986) and will not be considered further. The relative difference in the z value between the forest countries and the arid countries is more substantiated. It shows that the species number increases stronger with area within the forest countries than within the arid countries (z values 0.30 versus 0.17). These differences in the slopes are similar to the ones calculated by Heaney (1984) for mammalian faunas of the Sunda Shelf islands and for mammals in various forest reserves on the mainland of the Malay Peninsula. His value for landbridge islands ($z = 0.235$) matches our value for the African forest countries, and his value for mainland forests ($z = 0.104$) matches our value for the African arid countries. Lawlor (1986) has hypothesized that similar differences in slope will be generally found in mainland faunas if compared with landbridge island faunas.

However, the pattern observed in the African forest shrews deviates insofar as the absolute species richness appears low in the arid countries with a z value characteristic for mainland faunas, and high in the forest countries with a z value characteristic of island faunas. The reverse is true for the examples given by Heaney (1984, 1986) and Lawlor (1986) for mainland and island faunas.

A twofold explanation is required for our result. First, the increase of species richness with decreasing latitude (Fig. 3) suggests that tropical forest countries generally provide a wider variety of habitats favourable for insectivores, including floristic, geomorphologic and climatic features.

Table 5: Correlation coefficients for log species — log area curves.

Geographical unit	N	Correlation coefficient	Slope	Intercept
Islands	5	0.76*	0.59	—1.38
Forest countries	12	0.74**	0.30	—0.33
Mixed countries	12	0.72**	0.25	—0.25
Arid countries	15	0.38	0.17	—0.28

*$P < 0.05$
**$P < 0.01$

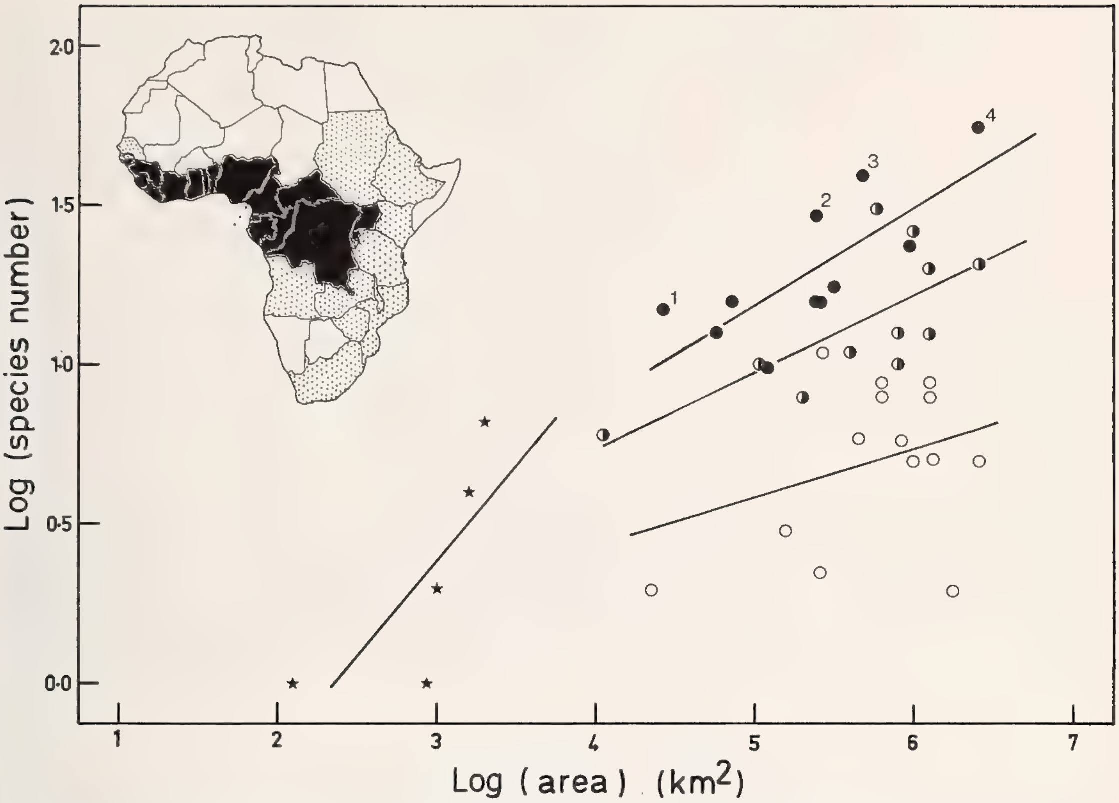


Fig. 4: Log species/log area relation of the shrew faunas of 39 African countries (dots) and 5 islands (stars). Countries classified into forest (black dots), arid (open symbols) and mixed (black-and-white symbols) countries as shown by the inset map. Data for the regression lines in Table 5. Small Arabic numerals indicate the position of (1) Rwanda, (2) Uganda, (3) Cameroon and (4) Zaire.

Secondly, the steeper slope of the forest country regression line (Fig. 4) implies that these countries house semi-insular faunas which are exposed to isolation and extinction. The second point applies especially to the montane forests and prairies on top of the Cameroon Mts., the mountain chain of the Albertine Rift, of East Africa and Ethiopia, all of which were isolated by the changing climates since the Pleistocene. It also applies to the fragmented lowland forests which were isolated either by savannas or by rivers.

Species richness and refuge areas

Although the effect of latitude and area on species richness is obvious, there remains a good part of the variation unexplained; therefore other factors influence it, too. The raw data of the species numbers (Appendix) as well as Fig. 4 demonstrate that the countries with high species numbers are unevenly distributed, also within the same latitude. The highest values are found in Zaire (40.9 % of the total number of species present), Cameroon (27.7 %), Kenya (22.6 %) and Uganda (21.9 %), followed by three countries with more than 15 %, eight more than 10 %, thirteen more than 5 % and eleven less than 5 %. If area is considered (Fig. 4), Rwanda, Uganda, Cameroon and

Zaire have the highest species numbers of shrews in Africa. A regression line calculated only for these four countries (numbered from 1 to 4 in Fig. 4) documents a highly significant correlation coefficient (r = 0.999) and a z of 0.299, underlining their 'island character' in terms of island biogeography. These four countries, comprising 10.3 % of the land surface of Africa, house 53 % of the African species of shrews. They include two important mountain ranges, the Cameroon Mts. and the Albertine Rift mountain chain, both of which are regarded as centres of endemism and as Pleistocene refuge areas for vertebrates (Rahm 1965, 1972; Eisentraut 1973; Hamilton 1981; Grubb 1982; Rodgers et al. 1982; Chapman 1983, Prigogine 1985; Stuart 1985). The refuge theory is also corroborated by our results, especially what regards the Albertine Rift chain as a central refuge. Fifteen species of insectivores are endemic to this region, of which seven species are known from Rwanda. Among the rodents, endemic species include *Delanymys brooksi, Dendromus kahuziensis, Lophuromys rahmi, Lophuromys woosnami, Lophuromys medicaudatus, Thamnomys venustus, Mylomys dybowskii,* and others. Many smaller mammal species are poorly known and their distributional status is therefore difficult to ascertain. The mammalian species richness of the region in question is also illustrated by the fact that a part of it, the Virunga National Park, houses 61 % of all the rodent species which are known from Zaire (Verschuren et al. 1983).

Implications for the conservation of small mammals

Results and speculations based on the theory of island biogeography have repeatedly been used to develop proposals for a conservation biology (Diamond 1975; Hamilton 1981; White 1981; Brown 1981; Struhsaker 1981; Chapman 1983; Blake & Karr 1984; Harris 1984; Heaney 1986). Most of these studies deal with birds or primates, rarely with small mammals. We therefore formulate some conclusions which should be considered for the conservation of small mammals in Central Africa, including Rwanda.

(1) Widely distributed savanna species have a good chance to survive in existing park areas and in cultivated land; no special conservation measures are required for them.
(2) The Central African endemic species are highly dependent on primary forest environments; only a preservation of these forest environments will maintain the endemic communities.
(3) The transition zones may support some endemics as long as they remain in close contact with undisturbed primary environments of sufficient size.

In the case of Rwanda, three forest regions are of special importance: the Nyungwe Forest, the Gishwati Forest, and the Volcanoes National Park (Fig. 1), which house all the endemic species. The Virunga Mts. are included in the National Park but despite its protection the forested areas have been reduced since 1958 to less than half by logging and by the establishment of pastures and pyrethrum plantations (Prigogine 1985). This forest reduction has, along with poaching and increasing disturbances by tourists, already affected the gorilla population (Harcourt et al. 1983; Stover 1986), which constituted one of the main causes for the establishment of the reserve. As the gorilla and the endemic shrews and rodents live in the same habitats, the conservation of the first includes the conservation of the second.

The Nyungwe Forest has also suffered considerable size reduction during the past decades. As Prigogine (1985) pointed out, the high population pressure does not favour the establishment of a new National Park; therefore a management plan, which takes into account the conservational and economical needs, seems to be only solution (Prigogine 1985).

The Gishwati Forest (maximum elevation 2990 m) was probably linked with the Virunga Forest in former times. No shrews were collected during a four nights' visit but *Lophuromys rahmi* was found (Van der Straeten & Verheyen 1983). Probably the same fauna as in the Virunga Mts. occurs in the Gishwati Forest. When we visited this forest, many people were living around its edge and the forest was very fast replaced by cultivated land. Most probably the Gishwati Forest will be the first of the three to disappear.

Acknowledgements

The field work in Rwanda was supported by the National Sciene Foundation of Belgium (F.K.F.O. grant no. 2.0005.79). The support of the curators and staff members of the museums where we examined additional material is gratefully acknowledged; in particular we thank R. Angermann, M. Carleton, C. Claude, F. Dieterlen, B. Engesser, D. Meirte, X. Misonne, U. Rahm and C. B. Robbins. A. Brosset, H. von Issendorff and G. Peters reviewed the manuscript and provided linguistic aid.

Zusammenfassung

In einer Checkliste der Spitzmäuse von Ruanda werden 16 Arten aufgeführt, davon sind 7 Erstnachweise für dieses Land. Ein Vergleich der Faunen verschiedener Habitate zeigt, daß die Artenvielfalt in den Restbeständen der Bergwälder besonders hoch ist; alle als „Zentralafrikanische Endemiten" eingestufte Arten sind auf diese Bergwälder angewiesen. Der Schutz der in höchstem Maße bedrohten Bergwälder ist daher ausschlaggebend für die Erhaltung der einzigartigen Kleinsäugerfauna von Ruanda und seiner Nachbarländer. Eine vergleichende Analyse der Artenzahlen für die meisten afrikanischen Länder und der Arten-Areal-Beziehungen demonstriert, daß Ruanda, Uganda, Zaire und Kamerun einen hohen Anteil der gesamten Spitzmausfauna Afrikas beherbergen. Dieser Befund stützt die Hypothese von pleistozänen Refugialräumen im Gebiet der Kamerunberge und der Gebirge beiderseits des Albertinischen Grabens.

References

Baeten, B., V. Van Cakenberghe & F. De Vree (1984): An annotated inventory of a collection of bats from Rwanda. — Rev. Zool. afr. 98: 183—196.

Blake, J. G. & J. R. Karr (1984): Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. — Biol. Conserv. 30: 173—187.

Brown, L. H. (1981): The conservation of forest islands in areas of high human density. — Afr. J. Ecol. 19: 27—32.

Chapman, C. A. (1983): Speciation of tropical rainforest primates of Africa: insular biogeography. — Afr. J. Ecol. 21: 297—308.

Connor, E. F. & E. D. McCoy (1979): The statistics and biology of the species-area relationship. — Amer. Nat. 113: 791—833.

Diamond, J. M. (1975): The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. — Biol. Conserv. 7: 129—146.

Dieterlen, F. (1979): Zur Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*) in Ostafrika. — Z. angew. Zool. 66: 173—184.

— & H. Heim de Balsac (1979): Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (Soricidae) des Kivu-Gebietes. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 241—287.

Dippenaar, N. J. (1982): Multivariate morphometrics or numerical magic (if you wish). — Transv. Mus. Bull. 18: 11—15.

Eisentraut, M. (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1—428.

Elbl, A., U. H. Rahm & G. Mathys (1966): Les mammifères et leurs tiques dans la Forêt du Ruggege (République Rwandaise). — Acta tropica 23: 223—263.

Fischer, A. G. (1960): Latitudinal variations in organic diversity. — Evolution 14: 64—81.

Frechkop, S. (1944): Mammifères. — Exploration du Parc National de la Kagera, Mission S. Frechkop (1938), 1: 1—56.

Grubb, P. (1982): Refuges and dispersal in the speciation of African forest mammals. — In G. T. Prance, ed., Biological diversification in the tropics, pp. 537—553. Columbia Univ. Press, New York.

Gyldenstolpe, N. (1928): Zoological results of the Swedish expedition to Central Africa 1921. Vertebrata. 5. Mammals from the Birunga Volcanoes, north of Lake Kivu. — Arkiv Zool. 20A(4): 1—76.

Hamilton, A. (1981): Quaternary history of African forests: relevance to conservation. — Afr. J. Ecol. 19: 1—6.

Happold, D.C.D. (1985): Geographical ecology of Nigerian mammals. — Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Sci. zool. 246: 5—49.

Harcourt, A. H., J. Kineman, G. Campbell, J. Yamagiwa, I. Redmond, C. Aveling & M. Condiotti (1983): Conservation and the Virunga gorilla population. — Afr. J. Ecol. 21: 139—142.

Harris, L. D. (1984): The fragmented forest: Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. — Univ. Chicago Press, Chicago.

Heaney, L. R. (1984): Mammalian species richness on islands on the Sunda Shelf, Southeastern Asia. — Oecologia 61: 11—17.

— (1986): Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction and speciation. — Biol. J. Linn. Soc. 28: 127—165.

Heim de Balsac, H. (1968): Considerations preliminaires sur le peuplement des montagnes africaines par les Soricidae. — Biol. Gabon. 4: 299—323.

— & J. Meester (1977): Order Insectivora. — In Meester, J. & H. W. Setzer, eds., The mammals of Africa: an identification manual 1: 1—29. Smithsonian Press, Washington.

— & J. Verschuren (1968): Insectivores. — Exploration du Parc National de la Garamba 54: 1—50, 3 plts.

Hollister, N. (1916): Shrews collected by the Congo expedition of the American Museum. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 35: 663—675, 11 plts.

— (1918): East African mammals in the United States National Museum. Part I. Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. — Bull. U. S. National Mus. 99: 1—194.

Hutterer, R. (1981): Nachweis der Spitzmaus *Crocidura roosevelti* für Tanzania. — Stuttgarter Beitr. Naturk. A 342: 1—9.

— (1983): Taxonomy and distribution of *Crocidura fuscomurina* (Heuglin, 1865). — Mammalia 47: 221—227.

— (1986a): Eine neue Soricidengattung aus Zentralafrika (Mammalia: Soricidae). — Z. Säugetierkunde 51: 257—266.

— (1986b): Synopsis der Gattung *Paracrocidura* (Mammalia: Soricidae), mit Beschreibung einer neuen Art. — Bonn. zool. Beitr. 37: 73—90.

— & D. C. D. Happold (1983): The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). — Bonn. zool. Monogr. 18: 1—79.

— & W. Verheyen (1985): A new species of shrew, genus *Sylvisorex*, from Rwanda and Zaire (Insectivora, Soricidae). — Z. Säugetierkunde 50: 266—271.

Kandt, R. (1921): Caput Nili, eine empfindsame Reise zu den Quellen des Nils. — Dietrich Reimer, Berlin.

Lawlor, T. E. (1986): Comparative biogeography of mammals on islands. — Biol. J. Linn. Soc. 28: 99—125.

Lönnberg, E. & N. Gyldenstolpe (1925): Zoological results of the Swedish expedition to Central Africa 1921. Vertebrata. 2. Preliminary diagnoses of seven new mammals. — Arkiv Zool. 17 B(5): 1—6.

MacArthur, R. & E. O. Wilson (1967): The theory of island biogeography. — Princeton University Press, Princeton, N. J.

Murray, J., ed. (1981): Cultural atlas of Africa. — Phaidon, Oxford.

Osgood, W. H. (1936): New and imperfectly known small mammals from Africa. — Publ. Field Mus. nat. Hist. (Zool.) 20: 217—256.

Prigogine, A. (1985): Conservation of the avifauna of the forests of the Albertine Rift. — ICBP Technical Publ. 4: 277—294.

Pirlot, P. L. (1964): Note écologique sur deux récoltes d'insectivores au Congo (Léopoldville). — Mammalia 28: 462—473.

Rahm, U. (1965): Distribution et écologie de quelque mammifères de l'est du Congo. — Zoologica Africana 1: 149—166.

— (1966): Les mammifères de la forêt équatoriale de l'est du Congo. — Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Sci. zool. 149: 37—121.

— (1972): Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des afrikanischen Regenwaldes. — Acta tropica 29: 452—473.

— & A. Christiaensen (1966): Les mammifères de l'Ile Idjwi (lac Kivu, Congo). — Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Sci. zool. 149: 1—35.

Rodgers, W. A., C. F. Owen & K. M. Homewood (1982): Biogeography of East African forest mammals. — J. Biogeography 9: 41—54.

Schaller, G. B. (1963): The Mountain Gorilla. — Univ. Chicago Press, Chicago & London.

Simberloff, D. S. (1974): Equilibrium theory of island biogeography and ecology. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 161—182.

Stover, E. (1986): Rwanda's gorillas feel the squeeze. — New Scientist 110 (1504): 52—53.

Struhsaker, T. (1981): Forest and primate conservation in East Africa. — Afr. J. Ecol. 19: 99—144.

Stuart, S. N. (1985): Rare forest birds and their conservation in eastern Africa. — ICBP Technical Publ. 4: 187—196.

Thomas, O. & R. C. Wroughton (1910): Zoological results of the Ruwenzori expedition, 1905—1906. 17. Mammalia. — Transact. Zool. Soc. London 19: 481—528.

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen (1983): Nouvelles captures de *Lophuromys rahmi* et *Delanymys brooksi* en République Rwandaise. — Mammalia 47: 426—429.

Verschuren, J., E. Van der Straeten & W. Verheyen (1983): Rongeurs. — Exploration du Parc National des Virunga, Mission F. Bourlière et J. Verschuren (1957—1961) 4: 1—121 + pls.

Vogel, P. (1974): Note sur le comportement arboricole de *Sylvisorex megalura* (Soricidae, Insectivora). — Mammalia 38: 171—176.

White, R. (1981): The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. — Afr. J. Ecol. 19: 33—54.

Whittaker, R. H. (1975): Communities and ecosystems. — Macmillan Publ. Co., New York.

Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160—164, D-5300 Bonn 1; Dr. E. Van der Straeten, Prof. D. W. Verheyen, Laboratorium Algemene Dierkunde, Universiteit Antwerpen, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen.

Appendix. The areas of the African countries and islands and the numbers of shrew species recorded from each country or island that were used for the calculation of the regression curves shown in Figs. 3 & 4. Species numbers were compiled from all available literature sources and from unpublished file data.

Country, Island	Area (squ. km)	Number of species
Sudan	2 505 813	21
Algeria	2 381 741	5
Zaire	2 345 409	56
Libya	1 759 640	2
Chad	1 284 000	5
Niger	1 267 000	8
Angola	1 246 700	13
Ethiopia	1 221 900	20
South Africa	1 221 037	18
Mali	1 204 021	9
Mauretania	1 030 700	5
Egypt	997 667	5
Tanzania	945 087	27
Nigeria	923 768	24
Namibia	823 169	6
Mocambique	784 961	10
Zambia	752 614	13
Somalia	637 657	9
Botswana	600 372	8
Kenya	582 600	31
Cameroon	475 442	38
Morocco	458 730	6
Zimbabwe	390 272	11
Ivory Coast	322 463	18
Burkina Faso	274 200	11
Gabon	267 667	14
Western Sahara	266 000	3
Guinea	245 857	16
Ghana	238 537	16
Uganda	241 139	30
Senegal	196 772	8
Tunisia	164 150	3
Malawi	118 484	10
Liberia	111 369	10
Sierra Leone	71 740	16
Togo	56 000	13
Rwanda	26 338	15
Djibouti	21 783	2
Gambia	11 295	6
Bioko	2 018	7
Zanzibar	1 650	4
Pemba	1 014	2
Sao Tomé	964	1
Principe	128	1

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 173—182	Bonn, Oktober 1987

Das Streifenwiesel (*Poecilictis libyca*) im Sudan und seine Gesamtverbreitung

Jochen Niethammer

Abstract. Some measurements and new records of the striped weasel, *Poecilictis libyca*, in the Sudan are given. The range and variation of size in this species are considered. South of the Sahara *Poecilictis* is much smaller than north of it. The eastern limit in Egypt may be determined by the existence of parapatric *Mustela nivalis* of similar size. In the Maghreb both species probably coexist because of a considerable difference in size there. South of the Sahara a related, probably competing species is *Ictonyx striatus*. This species may exert a selective pressure towards smaller size on *Poecilictis*. The morphological differences between *Ictonyx* and *Poecilictis* hitherto known do not justify a generic separation of these taxa.

Key words. Mammalia, Mustelidae, *Poecilictis libyca*, distribution, size, taxonomy, Sudan.

Einleitung

Setzer (1956) nennt nur drei Funde von *Poecilictis libyca* aus dem Sudan: Omdurman, „Tuli Island", Khartoum (gemeint ist sicherlich die Nilinsel Tuti), und „near Jebel Hadoza". In seiner Übersicht über die Säugetiere der Provinz Khartoum wiederholt Happold (1967) nur diese Angaben. „. . . neither external nor cranial measurements are available for any of the above specimens" (Setzer 1956).

Der Fund einiger Schädelreste nahe der Hauptstadt des Sudan und die im Museum Khartoum befindlichen Streifenwiesel, die ich bei einem Besuch Anfang 1986 ansah, ergänzen daher die fragmentarischen bisherigen Kenntnisse über Verbreitung und Morphologie dieser Art im Sudan.

Tabelle 1: Übersicht über die neuen Belege von *Poecilictis libyca* aus dem Sudan. Unter „Material" bedeutet: B = Balg, S = Schädel.

Nr.	Sammlung	sex	Material	Fundort	Datum	Sammler
611	Khartoum	♂	B	Homra, Kordofan	29. 6. 1929	W. Ruttledge
612	Khartoum	♂	B, S	Homra, Kordofan	26. 6. 1929	W. Ruttledge
613	Khartoum	♀	B, S	Homra, Kordofan	19. 6. 1928	W. Ruttledge
842	Khartoum	—	B	El Fasher, Darfur	12. 1949	—
8983	Niethammer	—	S	20 km nw Khartoum	3. 1986	J. Niethammer

Das neue Material

Etwa 20 km nordwestlich von Khartoum fand ich Knochenreste von 3 Exemplaren, die offenbar aus der Beute von Greifvögeln stammten: 1 nahezu vollständig erhaltener Schädel, Nr. 8983 meiner Sammlung. Ferner zwei ursprünglich zusammenhängende, stark verwitterte Unterkiefer und eine beschädigte, zahnlose linke Mandibel.

Tabelle 2: Maße von vier der in Tab. 1 aufgeführten *Poecilictis libyca* aus dem Sudan, in mm. Kr = Kopfrumpflänge, Schw = Schwanzlänge, Hf = Hinterfußlänge, Ohr = Ohrlänge, Cbl = Condylobasallänge, Zyg = zygomatische Breite.

Nr	Kr	Schw	Hf	Ohr	Cbl	Zyg
611	213	115	31	14	—	—
612	240	114	27	14	48,7	28,0
613	207	124	28	17	44,7	29,0
8983	—	—	—	—	47,8	29,0

Tabelle 3: Condyloincisivlängen[1]) (mm) in verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes von *Poecilictis libyca*. Zugrunde liegen die um 0,5 mm vergrößerten Cbl der Tab. 2 (mittlere Differenz Cbl—CIL), Maße aus dem British Museum of Natural History in London (von H. Benke 1986 gemessen) und National Museum of Natural History in Washington sowie Field Museum of Natural History in Chicago (von Ch. Hinkelmann 1986 gemessen).

Herkunft	Min	—	Max	$\bar{x}$	n
Ägypten ♂	48,0	—	58,5	51,3	15
Ägypten ♀	45,4	—	57,4	51,0	16
Tunesien, Algerien, Marokko	50,1	—	59,0	53,7	6
Mauretanien	42,4	—	46,5	45,1	5
Nigeria, Obervolta	43,3	—	49,5	47,4	15
Sudan (ohne Suakin)	45,3	—	49,2	47,0	7

---

[1]) In Khartoum hatte ich nur die Condylobasallängen gemessen, daher diese in Tab. 2. Hier werden aber Condyloincisivlängen angegeben, weil sich überwiegend diese in der *Poecilictis* betreffenden Literatur finden.

Bei den Belegstücken im Museum Khartoum handelt es sich um vier Bälge und die zu zwei Bälgen gehörenden, noch ungereinigten Schädel. Nur zu drei Bälgen waren die üblichen Körpermaße angegeben. Die Daten ergeben sich, soweit sie zu ermitteln waren, aus den Tab. 1 und 2.

Zur Verbreitung (Abb. 1)

Die Fundorte Homra und El Fasher waren bisher nicht publiziert und verkleinern ein wenig die Lücke zwischen Khartoum und den westlich anschließenden Fundorten in Niger und Nigeria. Den Jebel Hadoza habe ich nicht finden können. Neben diesen Orten und Khartoum sind für den Sudan noch die folgenden Typus-Lokalitäten zu erwähnen: Oberer Nil (*P. l. multivittata*), Sennaar (*Ictonyx frenata*) und Suakin (*P. l. oralis*) nach Allen (1939).

Coetzee (1977) erwähnt, die Unterart *oralis* komme bis Kassala und Nubien vor, doch fand ich hierzu keine konkreten Angaben. Das Streifenwiesel gehört zu den wenigen Säugetierarten, die zugleich den nördlichen und südlichen Rand der Sahara durchgehend zu besiedeln scheinen. Merkwürdigerweise fehlt die Art in Ägypten östlich vom Nil und im Nildelta zwischen Kairo und Khartoum (Abb. 1).

Zum Habitat im Sudan kann ich nur den einleitend erwähnten Fundort auf der Insel Tuti aus eigener Erfahrung beschreiben. Die Insel ist teils von einem Dorf, teils von Ödland mit wenigen Akazien und *Calotropis*-Beständen sowie üppigem Kulturland und Tamarisken-Dickicht bedeckt. Als Carnivoren sind außerdem von der Insel

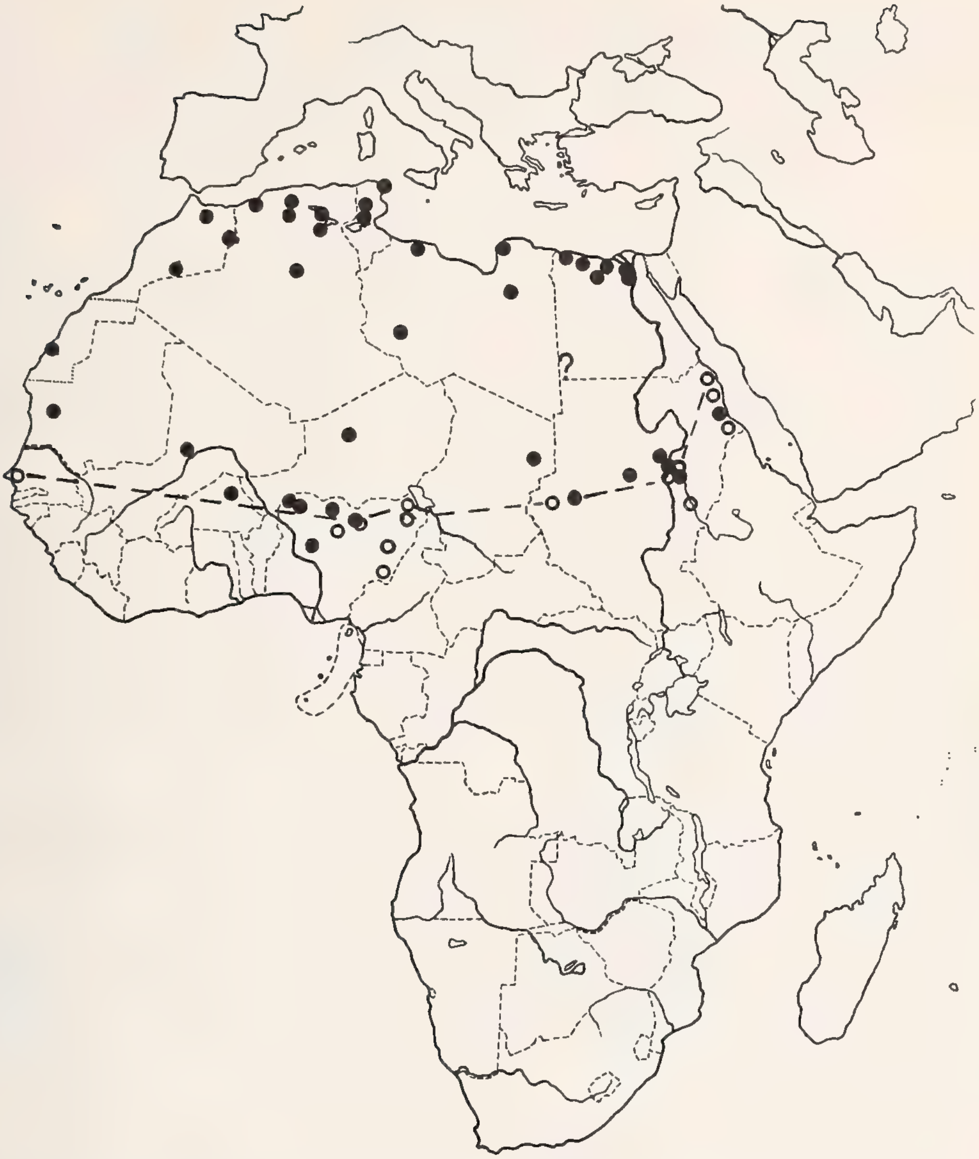


Abb. 1: Verbreitung von *Poecilictis libyca* (Punkte) und nördlichste Vorkommen von *Ictonyx striatus* (Kreise; Nordgrenze gestrichelt). ? Nachweis durch Fährte (Misonne 1977). Nach Allen (1939), Cabrera (1932), Happold (1987), Hufnagl (1972), Kowalski (1979), Lataste (1885), Osborn und Helmy (1980), Panouse (1957), Rosevear (1974), Setzer (1956, 1957), Thomas (1925) und Valverde (1957) sowie Material aus den Zoologischen Museen in London, Chicago und Washington, Tab. 1 und den folgenden unpublizierten Exemplaren: 69 km südwestlich Gafsa in Tunesien und 36 km östlich Ouargla in Algerien (Reisebericht von D. und W. Haas, H. Rupp 1966); 1 El Haouaria, Cap Bon, Tunesien, Coll. J. Niethammer 1957.

Genetta genetta und *Ichneumia albicauda*, an Nagern *Arvicanthis niloticus* und *Tatera robusta* nachgewiesen. Der isolierte Schädel Nr. 8983 (Tab. 1) stammt von einem Sandsteinhügel fast ohne Vegetation, der aus der Halbwüste aufsteigt. Die dort vorkommenden Fledermäuse, *Rhinopoma microphyllum*, *Rh. hardwickei* und *Asellia tridens* sind für wüstenhafte Habitate ebenso bezeichnend wie die in Gewöllen von *Bubo afri-*

canus gefundenen Nager *Jaculus jaculus*, *Gerbillus pyramidum*, *G. gerbillus* und *G. watersi*. Allerdings ist hier nicht auszuschließen, daß die Streifenwiesel aus größerer Entfernung herantransportiert wurden. Knochen und Zähne sind außerordentlich brüchig und scheinen dort schon einige Jahre gelegen zu haben.

Die Größe

Wie schon Rosevear (1974) aufgrund der doch noch im British Museum of Natural History in London vorhandenen Schädel der drei bei Setzer genannten Exemplare zeigt, sind die Streifenwiesel des Sahel von Sudan bis Nigeria einheitlich klein. Das bestätigen auch die vorliegenden Exemplare (Tab. 2).

In Tab. 3 sind als Maß für die Größe die Condyloincisivlängen (CIL) nach 5 Teilgebieten gegliedert zusammengefaßt und für die umfänglichste Serie (Ägypten) nach dem Geschlecht gegliedert. Die Tabelle zeigt:

1. Die Streuung in den einzelnen Regionen ist recht hoch, die Spannweite beträgt in Ägypten etwa ±10 % vom Mittelwert. Dies könnte darauf beruhen, daß jüngere, offenbar noch nicht ausgewachsene Tiere nicht ausgeschlossen wurden. Allerdings geben Osborn & Helmy (1980) für 12 adulte Tiere aus Ägypten einen nur unwesentlich höheren Mittelwert von 52,7 mm für die CIL an. Ein Teil der Streuung mag in Ägypten auch in einem dort bestehenden, regionalen Unterschied begründet sein: Mittelwert für Mittelmeerküste 54,5 mm ($n = 5$), dagegen am Westrand des Nil-Deltas nur 51,4 mm ($n = 7$).
2. Ein Sexualdimorphismus ist nicht erkennbar, sehr im Gegensatz etwa zu den Verhältnissen bei *Mustela nivalis* oder *M. erminea*. Zum gleichen Ergebnis kommen auch Osborn & Helmy (1980).
3. Die Streifenwiesel differieren erheblich in der Größe zwischen Nord- und Südrand der Sahara. Der Unterschied kommt vor allem in den Maximalwerten zum Ausdruck: CIL im Norden 59, im Süden knapp 50 mm. Eine Ausnahme bildet hier nur das Typus-Exemplar von *P. s. oralis* von Suakin am Roten Meer mit einer Cbl von 55 mm (Thomas & Hinton 1920).

Zur Taxonomie

Stains (1984) vereinigt bei den Mustelinae im Anschluß an Simpson (1945) 10 Gattungen, von denen 3 auf die Neue Welt (*Eira*, *Galictis*, *Lyncodon*), 3 auf Afrika (*Ictonyx*, *Poecilictis*, *Poecilogale*), 1 auf E-Europa + Vorderasien (*Vormela*) beschränkt sind und 3 holarktische Verbreitung haben (*Gulo*, *Martes* und *Mustela*). Simpson (1945) betrachtet seine Mustelinae als eine Ansammlung von Formen, die nach Ausschluß der 4 übrigen, besser abgrenzbaren Unterfamilien übriggeblieben sei. Zur Problematik der Gliederung der Mustelidae s. auch Schmidt-Kittler (1981).

Zur Beurteilung von *Poecilictis* sollen hier nur die sechs Altwelt-Gattungen unter Ausschluß von *Gulo* betrachtet werden. Von ihnen sind vier auffällig gezeichnet und aus diesem Grunde auch gelegentlich verwechselt worden (Tab. 4): *Poecilictis*, *Ictonyx*, *Vormela* und *Poecilogale*. Die Zahnzahl variiert zwischen den Gattungen erheblich (Abb. 2). In der Folge *Martes* — *Poecilictis*, *Ictonyx* — *Vormela*, *Mustela* — *Poecilogale* nimmt sie ab. In dieser morphologischen Reihe kann der reduzierte Zustand jeweils gegenüber dem komplexeren als abgeleitet angesehen werden. Damit läßt sich das Auf-

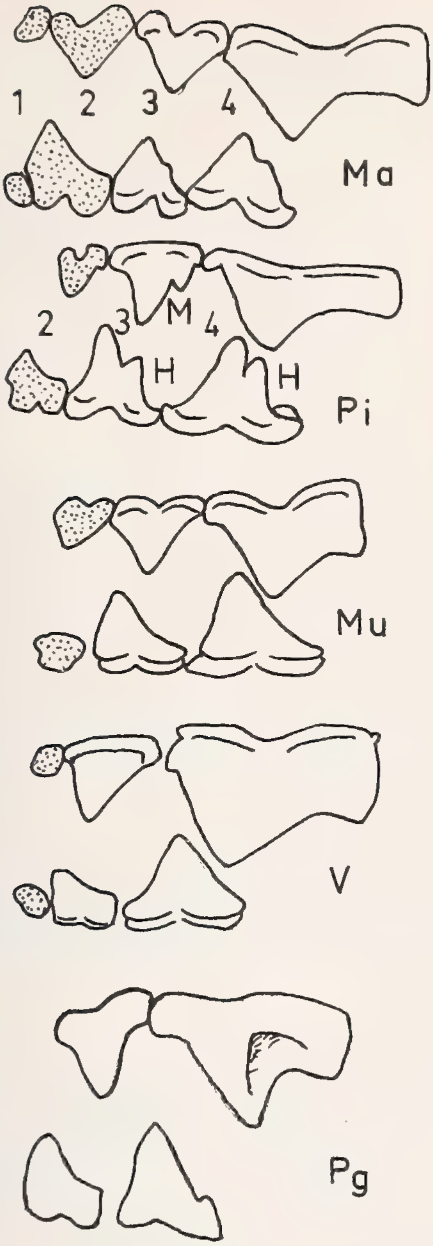


Abb. 2: Praemolaren bei fünf Arten der Mustelinae zur Darstellung der zunehmenden Reduktion der P^1_1 und P^2_2 (punktiert) von *Martes martes* (Ma) über *Poecilictis libyca* (Pi), *Mustela nivalis* (Mu) bis *Vormela peregusna* (V) und *Poecilogale albinucha* (Pg). 1—4 die Nummern der Prämolaren. H = Hypoconid, M = Metaconus. Seitenansicht von links, oben jeweils obere, unten untere Praemolarenreihe. Als Vorlage dienten: *Martes* aus den Alpen, *Poecilictis* aus Tunesien, *Mustela nivalis* aus Ägypten, *Vormela* aus Afghanistan, *Poecilogale* aus Zaire. Bei 3 *Mustela putorius* und 2 *M. lutreola* sind die P^2 im Gegensatz zu *Mustela nivalis* nur einwurzelig.

Tabelle 4: Zeichnung und Existenz bestimmter Zahntypen in sechs altweltlichen Gattungen der Mustelinae. +: vorhanden, red: gegenüber + reduziert, —: fehlt, (—): fehlt meist, gelegentlich noch vorhanden. Zu den Gattungen *Martes*, *Poecilictis*, *Vormela*, *Mustela* s. Abb. 2, *Ictonyx* und *Poecilogale* nach Angaben bei Roberts (1951), Rosevear (1974) und Smithers (1983).

Gattung	Zeichnung	P^1	P^2	P_1	P_2	M_2
Martes	uniform	+	+	+	+	+
Poecilictis	Längsstreifen	—	+	—	+	+
Ictonyx	Längsstreifen	—	+	—	+	+
Vormela	Flecken	—	red	—	red	+
Mustela	uniform	—	red	—	red	+
Poecilogale	Längsstreifen	—	—	—	—	(—)

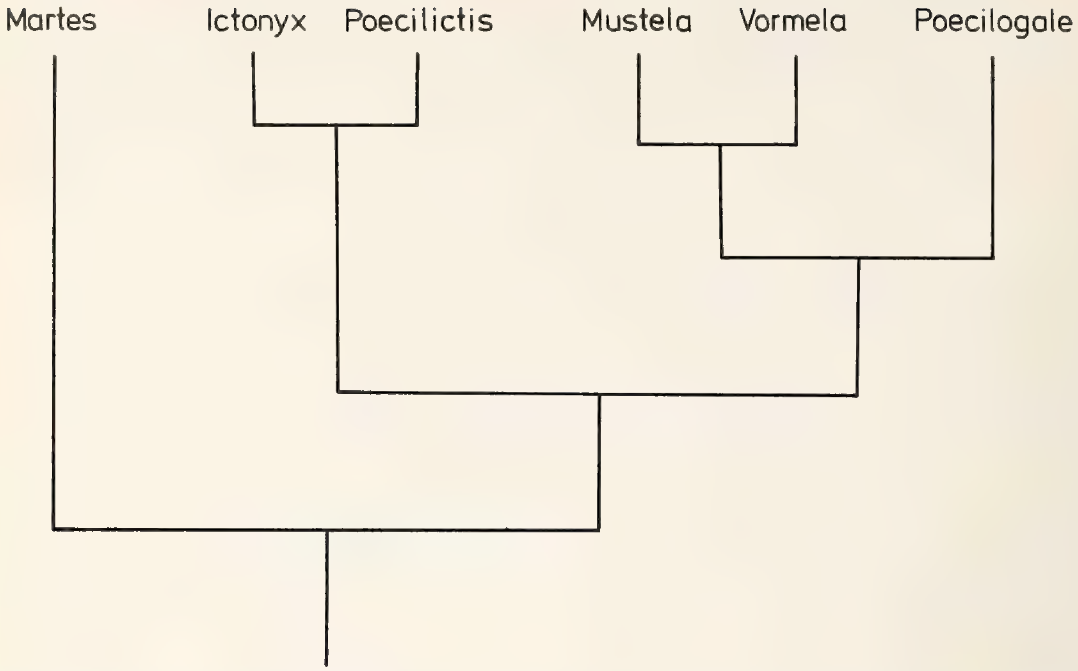


Abb. 3: Ein mit Tab. 5 begründbares Dendrogramm für die dort verglichenen 6 Mustelinen-Genera.

zweigungsschema der Abb. 3 im Sinne von Hennig begründen: *Martes* ist ursprünglicher als die übrigen 5 Genera, unter diesen sind *Poecilictis* + *Ictonyx* ursprünglicher als die restlichen drei, darunter ist wiederum *Poecilogale* stärker abgeleitet als *Mustela* (Tab. 5).

Das Schema zeigt:

1. *Poecilictis* und *Ictonyx* sind nächste Verwandte. Synapomorphien sind unter anderem die Zeichnung und die schlanken Postorbitalfortsätze des Frontale.
2. *Vormela* und *Mustela* sind wahrscheinlich nächstverwandt, stehen aber gemeinsam den Streifenwieseln ebenso ferner wie der in der Zeichnung diesen ähnliche *Poecilogale.*

Poecilictis und *Ictonyx* haben relativ größere, zweiwurzelige P_2, bei *Mustela* und *Vormela* sind sie relativ kleiner und nur einwurzelig. Kennzeichnend für die Streifenwiesel sind unter anderem schlanke, stärker ausgezogene Postorbitalfortsätze. Schließlich tragen bei ihnen P^3, P_3 und P_4 einen kleineren, hinteren Höcker (Metaconus, Hypoconid), der zwar bei anderen Carnivoren, z. B. *Felis* und *Vulpes* auffällt, nicht aber z. B. bei *Mustela* und allenfalls andeutungsweise bei *Martes.* Das ist vermutlich also ein plesiomorpher Zustand, wie er auch den alt- und mittelpleistozänen *Baranogale* aus Europa kennzeichnet, der in die Nähe der Streifenwiesel gestellt wurde und wie diese auch zweiwurzelige P^2 und P_2 hat und Hypoconide an P_4 zeigt (Abb. bei Kurtén 1968), nicht aber in die Verwandtschaft von *Vormela*, wie bei Kurtén zu lesen ist. *Baranogale* erscheint gegenüber *Poecilictis* insofern noch etwas ursprünglicher, als seine P^2_2 fast so groß sind wie die P^1_1.

Die Gattung *Poecilictis* haben Thomas & Hinton (1920) von *Ictonyx* aufgrund der vergrößerten Bullae und der behaarten Sohlen abgetrennt.

Tabelle 5: Begründung des Dendrogramms (Abb. 4) für die Beziehungen zwischen 6 der 7 in der Alten Welt lebenden Mustelinen-Gattungen. I = *Ictonyx*, Ma = *Martes*, Mu = *Mustela*, Pg = *Poecilogale*, Pi = *Poecilictis*, V = *Vormela*.

Auftrennung zwischen	Merkmal	Merkmalszustand	
		plesiomorph	apomorph
Ma und Mu + I + Pi + Pg + V	Zahl der P	4/4	weniger
I + Pi und Mu + Pg + V	Wurzelzahl P^2_2	2	1 oder P^2_2 fehlen
	Hypoconid $P_{3,4}$	vorhanden	fehlt
	Proc. postorbitalis	kurz	länger, schlank
Mu + V und Pg	Zahl der P	3/3	2/2
	M_2	vorhanden	fehlt

Das sind jedoch Merkmale, die auch andere kongenerische Arten der Wüste und Steppe unterscheiden, z. B. *Gerbillurus paeba* und *G. vallinus* in Südwestafrika, *Meriones shawi* und *M. crassus* in Nordafrika oder *Felis silvestris* und *F. margarita* in Nordafrika und Vorderasien. Schon Rosevear (1974) folgt mehr der Konvention als seiner Überzeugung, wenn er *Ictonyx* und *Poecilictis* als getrennte Gattungen führt. Seine Zweifel halte ich für begründet und möchte dafür plädieren, beide generisch zusammenzuziehen. Auch Corbet (1978) hält diese Änderung für wahrscheinlich richtig. Da *Ictonyx* Kaup, 1835 Priorität hat, muß die zirkumsaharische Art *Ictonyx libyca* heißen. *Ictonyx* hätte dann zwei nahezu parapatrische Arten, die gemeinsam Afrika vom Mittelmeer bis zum Kap besiedelt haben und hier nur die Regenwälder und die extremen Wüsten aussparen.

Nur zur einfacheren Verständigung behalte ich in dieser Arbeit den eigenen Gattungsnamen bei.

Diskussion

Obwohl die Sahara nahezu umfassend, ist die bisher dokumentierte Verbreitung von *Poecilictis* recht begrenzt. Im Gegensatz zu anderen Carnivoren sind Streifenwiesel nur an wenigen Stellen aus dem Inneren der Wüste nachgewiesen (bei Mursuk, El Golea und im Air). So fehlen anscheinend Belege aus Hoggar und Tibesti. In dem gut durchforschten Ägypten ist die Art auch in so günstig erscheinenden Gebieten wie dem Fayoum und anderen Oasen westlich vom Nil nicht nachgewiesen. Einzige Ausnahme wäre hier der Jebel Uweinat, doch gibt es dazu nur eine Beobachtung von Fährten, die dem Streifenwiesel zugeschrieben wurden (Misonne 1977). Auf der anderen Seite fehlt die Art auch im Süden der Sahara in weiten Teilen, die nach Kenntnis seiner Vorkommen geeignet erscheinen, insbesondere in den Trockengebieten Ostafrikas (Äthiopien, Somalia, Kenia). Eine Erklärung könnte in den Vorkommen der nächsten Verwandten liegen.

Unter den Mustelinen, zu denen *Poecilictis* gehört, kommen nur vier weitere Arten in Afrika vor. Zwei von ihnen, der Iltis, *Mustela putorius*, in Marokko und das Mauswiesel, *Mustela nivalis*, in den Atlasländern und Unterägypten, erreichen von Norden her gerade noch den afrikanischen Kontinent. Sie weichen im Habitus, in der Zeichnung und im Schädelbau stärker von *Poecilictis* ab. Die beiden verbleibenden Arten sind auf die Steppen und Savannen der Äthiopis beschränkt: *Ictonyx striatus* und *Poe-*

cilogale albinucha. Sie ähneln dem Streifenwiesel farblich. Die drei Arten können als afrikanische Konvergenzformen der amerikanischen Stinktiere (*Mephitis* und Verwandte) angesehen werden. *Ictonyx* und *Poecilictis* sind so ähnlich, daß sie in früheren Zeiten bisweilen verwechselt wurden. Dagegen weicht *Poecilogale* in Gebiß und Gestalt so weit ab, daß bei ihm konvergente Ausbildung der Streifenzeichnung zu vermuten ist. Er besetzt die Südhälfte des afrikanischen Kontinents und ist gegenüber *Poecilictis* allopatrisch.

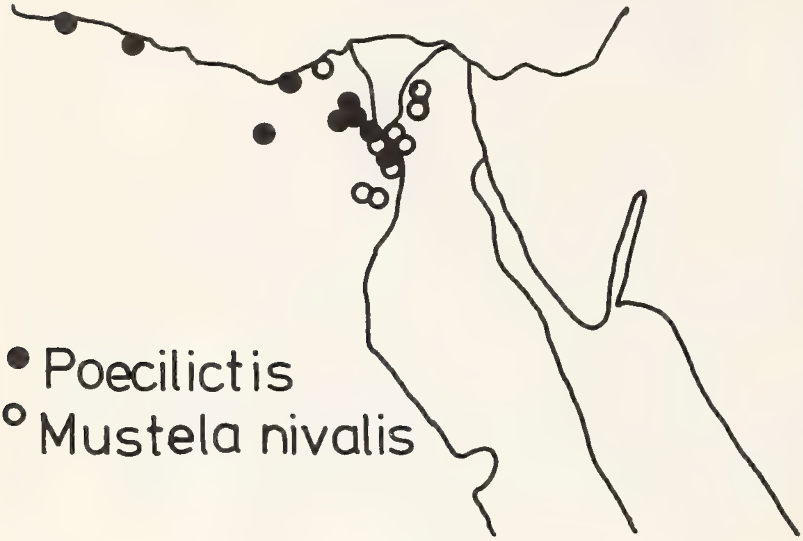


Abb. 4: Parapatrische Verbreitung von *Poecilictis libyca* (Punkte) und *Mustela nivalis* (Kreise) in Ägypten. Nach Osborn & Helmy (1980).

Das Verbreitungsgebiet des Streifenwiesels überschneidet sich in den Atlasländern mit dem von *Mustela nivalis* und berührt das Areal dieser Art in Ägypten (Abb. 4). Im Süden der Sahara überdeckt es etwas das Verbreitungsgebiet von *Ictonyx.* Unter der Voraussetzung, daß verschiedene Mustelinen-Arten nur dann nebeneinander existieren können, wenn sie sich in der Größe unterscheiden, läßt sich das Verbreitungsbild von *Poecilictis* nun besser verstehen:

In Ägypten schließen sich *Mustela nivalis* und *Poecilictis libyca* aus, weil sie hier fast gleich groß sind: CIL bei ♂ von *M. nivalis* im Mittel 50,0, bei *Poecilictis* an der Grenze zum Delta 51,4 (Osborn & Helmy 1980).

In den Atlasländern sind die Mauswiesel etwas kleiner, die Streifenwiesel etwas größer: Hier haben 2 *nivalis*-♂ aus Marokko nach Cabrera (1932) größte Schädellängen von 43 und 46 mm. Dagegen CIL bei *Poecilictis* hier im Mittel 53,7. Beide Arten kontrastieren hier also deutlich.

Im Sudan wurden z. B. bei Khartoum *Poecilictis* und *Ictonyx* nachgewiesen. Hier ist die CIL bei 3 ♂ von *Ictonyx* im Mittel 58,5 mm (Setzer 1956). Ein deutlicher Größenunterschied ist zu *Poecilictis* gewahrt, weil dieser hier erheblich kleiner ist als in den Atlasländern. Ähnliches gilt für Nigeria, wo beide Arten in Farniso¹) bei Kano gesammelt wurden (Rosevear 1974). Überspitzt könnte man vielleicht formulieren, daß *Poecilictis* südlich der Sahara klein ist, um ausreichend gegen *Ictonyx* zu kontrastie-

---

¹) Nach Happold (1987) Farniso = Fanisau.

ren, in den Atlasländern aber groß, um sich genügend gegen die dortige Form von *Mustela nivalis* abzuheben.

Freilich bleiben die angedeuteten Beziehungen so lange hypothetisch, wie die Verbreitung und Lebensweise der drei Arten in Nordafrika so wenig bekannt sind, wie das heute noch der Fall ist.

Danksagung

Herrn Dr. D. Ernst, Khartoum, danke ich für seine Unterstützung bei der Materialbeschaffung, Herrn Dr. Dawi Musa für den Zugang zur Sammlung im Museum Khartoum, den Herren Dipl.-Biol. H. Benke und Ch. Hinkelmann für die Beschaffung von Unterlagen aus London, Washington und Chicago.

Zusammenfassung

Einige Maße und Fundortangaben für das Streifenwiesel (*Poecilictis libyca*) aus dem Sudan waren Anlaß, Verbreitung und Größenvariation dieser Art darzustellen. Die Populationen südlich der Sahara sind deutlich kleiner als nördlich davon. Die östliche Verbreitungsgrenze in Ägypten könnte durch die dort fast gleich große, parapatrische *Mustela nivalis* bestimmt werden. In den Atlasländern, wo ein deutlicher Größenunterschied zwischen Maus- und Streifenwiesel besteht, kommen beide Arten nebeneinander vor. Südlich der Sahara kommt als Konkurrent der dort größere *Ictonyx striatus* in Frage. Er könnte dort Anlaß zur Selektion sympatrischer *Poecilictis* auf geringere Größe gewesen sein. Die bisher bekannten Unterschiede zwischen *Poecilictis* und *Ictonyx* rechtfertigen keine generische Trennung.

Literatur

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 83: 1—763.

Cabrera, A. (1932): Los mamíferos de Marruecos. — Madrid.

Coetzee, C. G. (1977): 8. Order Carnivora, main text. — In: Meester, J. & H. W. Setzer (eds.): The mammals of Africa. An identification manual. — Washington.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region. A taxonomic review. — London.

Happold, D. C. D. (1967): Guide to the natural history of Khartoum province Part III. Mammals. — Sudan Notes Records 48: 1—22.

— (1987): The mammals of Nigeria. — Oxford.

Hufnagl, E. (1972): Libyan mammals. — Cambridge.

Kowalski, K. (1979): Terrestrial mammals of Algeria in the collections of the city museum in Oran. — African small mammal newsletter 4: 8.

Kurtén, B. (1968): Pleistocene mammals of Europe. — London.

Lataste, F. (1885): Étude de la faune des vertébrés de Barbarie (Algérie, Tunisie et Maroc). Catalogue provisoire des Mammifères apélagiques sauvages. — Bordeaux.

Misonne, X. (1977): Mammifères du Jebel Uweinat, Désert de Libye. — Ann. Mus. roy. Afr. Centr., Sci. Zool. 217: 1—33.

Osborn, D. J. & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana Zool. (New ser., No. 5) Publ. 1309: 1—579.

Panouse, J. B. (1957): Les mammifères du Maroc. Primates, Carnivores, Pinnipedes Artiodactyles. — Trav. Inst. Sci. Chérifien, Ser. Zool. No. 5: 1—206 + XI.

Roberts, A. (1951): The mammals of South Africa. — Cape Town.

Rosevear, D. R. (1974): The carnivores of West Africa. — London.

Schmidt-Kittler, N. (1981): Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora). — Eclogae geol. Helv. 74: 753—801.

Setzer, H. W. (1956): Mammals of the Anglo-Egyptian Sudan. — Proc. United States Nat. Mus. 106: 447—587.

— (1957): A review of Libyan mammals. — J. Egypt. Public Health Association 32 (2): 41—82.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 85: 1—350.

Stains, H. J. (1984): Carnivores. In: Anderson, S. & J. K. Jones (eds.): Orders and families of recent mammals of the world, 491—521. — New York.

Thomas, O. (1925): On the mammals (other than ruminants) collected by Captain Angus Buchanan during his second Saharan expedition, and presented by him to the National Museum. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 16: 187—197.

— & M. A. C. Hinton (1920): On the group of African zorils represented by *Ictonyx libyca*. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 5: 367—369.

Valverde, J. A. (1957): Aves del Sahara Español. — Instituto de Estudios Africanos. Madrid.

Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 183—194	Bonn, Oktober 1987

Neue Erkenntnisse über afrikanische Bürstenhaarmäuse, Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia)

F. Dieterlen

Abstract. Ethiopian forms of *L. flavopunctatus* are merely ecologically determined, i. e. that variation in the same region is dependent on altitude — larger individuals in lower, smaller ones in higher altitudes. *L. flavopunctatus* from Ankober shows a phenotypical approach to *L. melanonyx.* Occurrence of *melanonyx* west of the Ethiopian Rift Valley is established by two records. Species characters of *melanonyx* are reviewed. The status of *L. cinereus* is considered as questionable. Examination of East African subspecies of *L. sikapusi* shows that the validity of *pyrrhus* and *ansorgei* is restricted to small regions. A concluding review emphasizes the genus-specific characters of *Lophuromys* and the existence of two species groups, each of which is given subgeneric rank: the name *L.* (*Lophuromys*) to the *sikapusi*-group and the new name *L.* (*Kivumys*) to the *woosnami*-group.

Key words. Mammalia, Muridae, *Lophuromys*, species, subspecies, Ethiopia, East Africa, subgen. nov. *Kivumys*.

Seit dem Erscheinen der ersten zusammenfassenden Arbeit über die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* (Dieterlen 1976) sind zwar nur elf Jahre vergangen, doch wurde in dieser kurzen Zeit einiges Neue publiziert bzw. in Museumssammlungen entdeckt, was wert ist, diskutiert zu werden. Ferner ist mir klar geworden, daß einige schon damals bekannte, aber nicht publizierte Probleme weiter bestehen oder jetzt präzisiert werden können. Das Balg- und Schädelmaterial, auf das ich mich in dieser Arbeit beziehe, stammt großenteils aus der Sammlung des Stuttgarter Naturkundemuseums (SMNS), ferner aus den Museen, die ich zwischen 1977 und 1985 besuchte. Es sind dies: London (BM), Tervuren (MRAC), Bonn (ZFMK), Berlin (ZMB) New York (AMNH) und Washington (USNM). Für freundliche Hilfe in den Sammlungen und fürs Ausleihen danke ich den genannten Instituten.

Bemerkungen über die *Lophuromys*-Arten Äthiopiens

Zwei gültige Arten sind aus Äthiopien bekannt: der weitverbreitete *L. flavopunctatus* und der erst 1972 veröffentlichte *L. melanonyx* (Yalden et al. 1976). Die übrigen von dort beschriebenen Formen *zaphiri*, *brunneus*, *simensis*, *brevicaudus* und *chrysopus* werden heute als Unterarten von *L. flavopunctatus* geführt.

Lophuromys flavopunctatus: Yalden et al. (1976) schreiben dazu: „Despite the proliferation of names it seems clear that all refer to one variable species. Specimens from a single locality vary considerably in colour and the ventral fur, which is typically reddish-orange, may be pale lemon-yellow in some individuals."

In den Jahren 1971—1976 wurden von H. Rupp (†) und G. Nikolaus Kleinsäuger in Äthiopien gesammelt. Davon gelangten 132 Exemplare von *L. flavopunctatus* in die Stuttgarter Sammlung. Rupp (1980) konnte dieses Material nur teilweise sichten und in seiner Arbeit über die Nager Äthiopiens anführen. Seine Ergebnisse belegen ein Vorkommen von 1600—3500 m Höhe (Yalden et al. 1976: 1220—4000 m), wobei die Populationen im unteren Bereich um 2000 m (Woina Dega) die größten Werte bei Kopfrumpf- und Schwanzlänge haben. Ich habe versucht, diese Ergebnisse zu präzisieren und das Problem der Unterarten zu prüfen.

Höhenlagen zwischen 1700 und 2500 m: Material (n=47) von Ghimbi/Wollega, Jimma/Kaffa, Metu/Illubabor, Chencha und Dorsey/Gemu Gofa. Die Mittelwerte aus den vier Gebieten betragen bei KRL 130 mm (123—136), SL 80 mm (77—84), SL = 62 % von KRL, größte Schädellänge 30,8—32,5 mm. Im ganzen besteht Übereinstimmung in der beträchtlichen Körpergröße, in einer relativ dunklen Färbung und einer normalen Sprenkelung („*flavopunctatus*") des Oberseitenfells. Damit stimmen sie ungefähr mit den Formen *zaphiri* und *brunneus* überein.

Höhenlagen zwischen 3000 und 3500 m: Material (n=71) von Bongke/Gemu Gofa, Bale Goba/Bale und Chilalo/Arussi. Die Mittelwerte aus den drei Gebieten betragen bei: KRL 120 mm (113—127), SL 63 mm (55—67), SL = 53 % von KRL, größte Schädellänge 29,0—29,7 mm. Hier besteht Übereinstimmung in der relativ geringen Körpergröße und in der einförmigen Färbung, bedingt durch eine sehr schwache Sprenkelung, womit die Kriterien für die Form *brevicaudus* teilweise erfüllt sind (vgl. Fußnote 2). Aus Höhenlagen oberhalb von 3000 m westlich und nördlich des Blauen Nils (von wo wir kein Material haben) beschrieb Osgood (1936) die Form *L. f. simensis*. Sie ist ebenfalls relativ klein (KRL ca. 123 mm, SL ca. 63 mm, SL = ca. 51 % von KRL).

Der Vergleich der beiden Höhenstufen zeigt einen beträchtlichen Größenunterschied: in tieferen Lagen leben große, in höheren Lagen kleinere Tiere. Ähnliche Verhältnisse haben sich bei *L. flavopunctatus* im Kivugebiet/Zaire ergeben, wo die Höhen um 2000 m (mit den größten Tieren) ein Lebensraumoptimum zu sein scheinen, während die Populationen der tiefer- und besonders der höchstliegenden Gebiete kleinere Individuen aufweisen. Die untersuchten äthiopischen *L. flavopunctatus* sind also in Größe und Färbung ökologisch bedingte Formen und zeigen im gleichen Gebiet vermutlich eine durchgehende höhenabhängige Variation.

Stücke von Ankober: Aus der Stuttgarter Sammlung äthiopischer *Lophuromys* fallen zwei Exemplare färbungsmäßig aus dem Rahmen. Sie stammen von Ankober/Prov. Shoa, aus einer Höhe von 3000 m und wurden von G. Nikolaus im November 1975 gesammelt (SMNS 23892/93). Die Färbung ist für *L. flavopunctatus* ungewöhnlich kontrastreich und die Sprenkelung stark und grob, wodurch die Stücke sehr an *L. melanonyx* erinnern. Es war daher notwendig, sie mit typischen *L. flavopunctatus* und *L. melanonyx* zu vergleichen.

Nun ist gerade Ankober die Typuslokalität von *L. f. flavopunctatus*, die als solche jedoch in Zweifel gezogen werden kann, da Thomas (1902) schreibt: „The type of this species, which was discovered by Sir W.C. Harris during his mission to Shoa in 1843, was probably obtained at Ankober about 100 miles N. E. of Addis Ababa". Auch Osgood (1936) zweifelt am Fundort Ankober und schließt durch Vergleiche, daß zumindest auch auf dem östlichen Grabenrand in den Chercher-Bergen typische *f. flavopunctatus* vorkommen[1]. Für das nördliche Shoa, wo Ankober liegt, und das Gebiet von Addis Abeba aber gibt Osgood die Form *zaphiri* als typisch an. Unsere beiden Ankober-Stücke stimmen nun weder mit den bei Osgood beschriebenen oder besprochenen Formen *flavopunctatus*, *simensis* und *zaphiri* überein. Die Tabelle 1 zeigt einen Vergleich dieser Exemplare mit andern *L. flavopunctatus* aus Äthiopien und mit *L. melanonyx.* Aus den Maßen für Kopfrumpflänge und Gewicht, ferner aus den Schädelmaßen, der Schädelform und anderen Merkmalen geht hervor, daß es sich um eine Form von *L. flavopunctatus* handelt, der zunächst kein taxonomischer Status gegeben werden soll. Das Erstaunliche an ihr ist jedoch die Ähnlichkeit in wichtigen Merkmalen mit *L. melanonyx*, besonders in der Färbung der Oberseite und deren grobe Sprenkelung, ferner durch den Besitz eines hellorangefarbenen Haarbüschels an der vorderen Ohrbasis, durch die gleichartige Ohrbehaarung, durch die sehr langen Krallen am Vorderfuß und durch den relativ sehr kurzen Schwanz mit 39 % der Kopfrumpflänge (*melanonyx:* 42—50 %, andere *flavopunctatus* 53—62 %) — Merkmale, die keine *Lophuromys flavopunctatus*-Form besitzt[2].

Beim näheren Vergleich mit *L. melanonyx* zeigt sich eine größere Ähnlichkeit zu den beiden Stücken, die westlich des Grabens gesammelt wurden (s. unten), besonders zu BM 76,53, das aus dem 3300 m hoch gelegenen Gebiet von Debre Sina (09°50’N/39°44’E) stammt und damit ziemlich nahe bei Ankober (09°35’N/39°45’E) liegt. Der Balg des *L. flavopunctatus* SMNS 23893 von Ankober (3000 m) könnte sogar als jüngeres Exemplar des *L. melanonyx* von Debre Sina angesehen werden.

Diese erstaunliche phänotypische Annäherung zweier sonst klar zu trennender Arten in einem (vielleicht sogar demselben) Gebiet, ist nicht das einzige Beispiel aus der afrikanischen Kleinsäugerfauna[3]. Über die Hintergründe solcher Konvergenzen kann zur Zeit nur spekuliert werden.

Lophuromys melanonyx (vgl. Tabelle 1): Seit der Erstbeschreibung der Art durch Petter (1972) wurden weitere Exemplare gesammelt, so im Herkunftsbereich des Typusmaterials bei den Bale Goba Mts. (Yalden et al. 1976; Demeter & Topal 1982) ferner überraschenderweise auch westlich des Grabens, nämlich, wie schon erwähnt, ein Tier bei Debre Sina (Yalden et al. 1976) und ein weiteres bei Addis Abeba. Dieses war dort am 30. 7. 1900 von Hilgert gesammelt und seither unbestimmt in Alkohol im Berliner Zoologischen Museum (BZM) aufbewahrt worden. 1984 wurde es in Stuttgart präpariert und von mir bestimmt, es trägt jetzt die BZM-Nummer 84000.

Durch die Schrumpfung im Alkohol haben sich die (beim Präparieren genommenen) Körpermaße stark verringert, die Schädelmaße zeigen aber die für diese Art normale Größe. Dieses mit Abstand älteste Museumsexemplar von *L. melanonyx* ist ein weiterer Beweis für die intensive Sammeltätigkeit des Berliner Zoologischen Museums

---

1) Er verglich die (nicht kompletten) Schädel von Typus und Paratypus mit andern Stücken von der Prov. Shoa und fand wenig Übereinstimmung, dagegen paßten die Typusschädel genau zu solchen aus den Chercher-Bergen (Galampso), die östlich des ostafrikanischen Grabens liegen; Ankober liegt auf dem westlichen Grabenrand. Daraus schloß Osgood, daß die Galampso-*Lophuromys* jedenfalls zur Nominatform *f. flavopunctatus* gehören und schrieb: „It has been concluded, therefore, that the name *flavopunctatus* should apply to this eastern form found in the Chercher Mountains and the eastern Arusi plateau. Ankober is separated from this region by the Awash River but is nearer to it in air line distance than it is to Addis Ababa. Therfore it seems extremely likely that the type locality is correctly stated and that when topotypes are obtained they will prove to agree with the eastern rather than the central form" — womit er die Form *zaphiri* meinte.

2) In bezug auf die Sprenkelung („*flavopunctatus*") führte ich Vergleiche mit äthiopischem, ost- und zentralafrikanischem Material durch. Als etwas über der Norm liegend, d. h. stärker gesprenkelt, erwiesen sich wenige Stücke aus Narok/Kenya, z. B. SMNS 23910, 23913 und von verschiedenen Fundorten in Äthiopien, z. B. SMNS 16764, 16775, 23358, 23385. Der *melanonyx*-artige Sprenkelungsgrad der Ankober-Stücke wird aber nicht erreicht.

3) So zeigen sogar die *L. flavopunctatus*-Exemplare, die im andern Verbreitungsgebiet von *L. melanonyx* im Bereich der Bale Goba Mts. gesammelt wurden, Ähnlichkeiten mit diesen in einem sonst nie bei *L. flavopunctatus* beobachteten Merkmal: ein Teil besitzt wie die Ankober-Stücke ebenfalls die orangefarbenen Haare an der vorderen Ohrbasis. Durch geringe Körpergröße und geringe Sprenkelung unterscheiden sie sich von den dortigen *L. melanonyx* aber besonders stark.

Tabelle 1: Vergleich von Maßen (in mm) und Merkmalen des Körpers, Schädels und Haarkleides adulter äthiopischer *L. melanonyx* mit solchen von *L. flavopunctatus*. I bis III: Bereich der Bale Goba Mts.; I Typus-Serie (Petter 1972), n=9—14; II Serie des Brit. Mus. von 1972, n=4—6; III Serie von Demeter & Topal 1982, n=7; IV BM 76,53 von Debre Sina, n=1; V BZM 84000 von Addis Abeba, n=1; VI SMNS 23892/93 von Ankober, n=2; VII SMNS-Serien aus verschiedenen Gebieten Äthiopiens. Die dicken senkrechten Trennungsstriche markieren eindeutige Unterschiede zwischen den Arten *L. melanonyx* und *L. flavopunctatus*, bzw. zwischen der Ankober-Form und den andern Formen von *L. flavopunctatus*.

Merkmal	*Lophuromys melanonyx*					*Lophuromys flavopunctatus*	
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Kopfrumpflänge	151 (140—165)	137 (126—147)	135,5 (126—150)	149	(134)	130/135	120—130
Schwanzlänge	66 (58—80)	68 (62—74)	56 (49—65)	(63)	(55)	53/49	63—80
% SL von KRL	44 %c	50 %	42 %	(44 %)	(41 %)	39 %	53—62 %
Hinterfußlänge	27 (26—29)	24 (22—26)	24 (22—25)	22	(23,5/26)	21/23	22—24
Ohrlänge	21 (19—24)	21 (19—23)	21 (20—23)	19	(17)	—	—
Gewicht	103 g (84—120)	80 g (62—95)	81 g (67—104)	85 g	—	51/52 g	50—55 g
gr. Schädellänge	33,1 (31,6—34,4)	32,7 (31,2—33,7)	—	31,7	33—34	29,4	29,4—31,6
ob. Molarenreihe	5,7 (5,4—6,0)	—	—	5,3	5,5	5,1/5,3	4,9
Inzisivenstellung	schwach proodont	—	—	ortho-bis proodont	—	ortho- bis proodont	orthodont
Schädelform	robust, mit Frontal-Parietalgraten und starken Jochbögen					weniger robust, ohne Grate, zarte, zerbrechliche Jochbögen	
Jochbogenplatte	breit	breit	—	breit	sehr breit	schmal	schmal
Färbung Rücken	insgesamt bräunlichgrau grob gesprenkelt		—	braungelbl. grob gespr.	braunrötl. grob gespr.	braungelbl. grob gespr.	variabel, aber allg. fein gespr.
Färbung vordere Ohrbasis	Haarbüschel hellorange		—	Haarbüschel hellorange		Haarbüschel hellorange	keine bes. Färbung doch Ausnahmen!
Färbung der Ohrbehaarung	kurz, durchgehend gräulich		—	Ohrrand braun behaart, innen graue Härchen		Ohrrand schwarzbraun beh., innen gelbl.-grau	Ohrrand und innen schwarzbraun behaart
Krallenfärbung	durchgehend schwarzbraun		—	braun mit schwärzlich	braun	braun mit schwärzlich	helles gelbbraun
Krallenlänge an D3 von Vorderfuß	—	6,0	—	4,8	4,6	4,4	3,0—3,3

in Afrika in den drei bis vier Jahrzehnten um die Jahrhundertwende und für die Ergiebigkeit dieser Sammlung an Typusexemplaren und Erstfängen seltener Arten.

Obgleich die Aufbewahrung im Alkohol eine mögliche leichte Verdunkelung des Rückenfells bedingt haben mag, ähnelt das Stück in fast allen Merkmalen dem von Debre Sina (und damit dem *L. flavopunctatus* von Ankober). Damit scheint ein genereller Unterschied zwischen den Populationen von westlich und östlich des ostafrikanischen Grabens in Äthiopien zu bestehen, besonders in bezug auf die Färbung und Sprenkelung der Oberseite und der Ohrbehaarung.

Die beträchtlichen Unterschiede der in Tab. 1 aufgeführten *melanonyx*, besonders in der Kopfrumpflänge und im Gewicht, mögen durch verschiedene Meßmethoden oder ungenaue Instrumente bedingt sein. Jedenfalls scheinen die Werte der Typusserie wesentlich über dem für die Art gültigen Mittelwert zu liegen.

Lophuromys cinereus — eine valide Art?

Bei der Erstbeschreibung von *L. cinereus* (Dieterlen & Gelmroth 1974) hat je ein sub- und jungadultes Stück zur Verfügung gestanden. Fangort war der Kahuzi-Biega-Nationalpark im östlichen Zaire. Nachdem zwei weitere volladulte Tiere vom selben Fangort hinzugekommen waren, mußten Korrekturen bei der Charakterisierung der Art angebracht werden (Dieterlen 1976). Danach war *L. cinereus* als mittelgroß bis groß, kurzschwänzig und normalschädelig (nicht kurzschädelig) zu bezeichnen, die Färbung der Oberseite als ein bräunliches Grau, die vorwiegend graue Unterseite als variabel gefärbt und bei Adulten mit weißen Stellen an Brust und Bauch untermischt.

Waren die beiden ersten Exemplare in einem 2300 m hoch gelegenen Sumpf gefangen worden, so kamen die beiden folgenden aus einer benachbarten, relativ trockenen sog. Parksavanne. Ökologisch gesehen waren die beiden Fangbiotope also vollkommene Gegensätze. Die Länge des Verdauungstraktes erwies sich als normal, der Anteil animalischer Kost im Magen lag bei etwa 60 %.

Durch die neuen Daten hatte sich das Bild von *L. cinereus* abgerundet, war aber dem von *L. flavopunctatus* bedeutend ähnlicher geworden. Konnte man zuvor noch annehmen, *cinereus* sei ein Sumpfbewohner, was für das Kivu-Hochland nicht ungewöhnlich wäre (Dieterlen & Gelmroth 1974, Dieterlen 1976, Dieterlen & Heim de Balsac 1979), so konnte man jetzt eher an einen Ubiquisten denken, wie es *L. flavopunctatus* ist. Die Graufärbung des Haarkleides von *L. cinereus* war als das wichtigste Unterscheidungsmerkmal übrig geblieben. Diese kritische Situation soll nun hier zusammen mit einigen weiteren Vergleichen aufgezeigt werden.

Zunächst sei betont, daß im Kivu-Hochland vier weitere *Lophuromys*-Arten sympatrisch vorkommen, die unter günstigen Umständen auch im Kahuzi-Biega-Park an einem einzigen Fangort gesammelt werden können. Diese Arten sind leicht zu bestimmen und *L. cinereus* als fünfte Form ist von dem in den Proportionen sehr ähnlichen *L. flavopunctatus* durch seine Graufärbung problemlos zu unterscheiden. So variabel die Färbung von *L. flavopunctatus* auch sein mag: es sind bei den in Ost-Zaire durch das I.R.S.A.C. Lwiro durchgeführten Fänge, die viele Tausende dieser häufigsten Art ausmachten, niemals Stücke aufgetreten, die eine intermediäre Färbung zwischen beiden Formen aufwiesen. Auch die rund einhundert *L. flavopunctatus*, die in der Umgebung der Fangorte von *L. cinereus* gesammelt wurden, wurden entsprechend sorgfältig geprüft.

Bei einem erneuten Vergleich der beiden volladulten *cinereus* (SMNS 20837 und Coll. IRSAC K 2680) mit ebensolchen 14 *flavopunctatus* des gleichen Gebietes wurden die Körper- und Schädelmaße und die Schädelstrukturen herangezogen. Es zeigte sich, daß einige Maße von *cinereus* an oder knapp über der oberen Grenze der entsprechenden Werte von *flavopunctatus* liegen (vgl. Dieterlen 1976):

	cinereus n = 1—2	*flavopunctatus* n = 14
Kopfrumpflänge	126/129 mm	117—129 mm
Hinterfußlänge	24,5/24 mm	21—22 mm
gr. Schädellänge	ca. 31,0/30,4 mm	29,2—30,4 mm
Hirnkapselbreite	———/13,9 mm	12,7—13,6 mm

Die Form und Breite der Fossa mesopterygoidea, die bei dem cinereus-Stück SMNS 20837 überdurchschnittlich war, schien einen wirklichen Unterschied darzustellen; der andere adulte *cinereus* (K 2680) jedoch lag in der Breite weit darunter und entsprach damit dem Mittelwert von *flavopunctatus*. In der Molarenstruktur, die ohnehin variabel ist und bei der auf der Ebene zwischen nahe verwandten Arten ohnehin kaum Unterschiede zu erwarten sind, konnten keine Verschiedenheiten gefunden werden.

So bleibt nur noch einiges Kritisches zum Thema Färbung zu sagen. Gleichartige Farbmutanten sind bei der Gattung *Lophuromys* allgemein sehr selten. Mir wurde erst ein albinotisches Stück (von *L. flavopunctatus*) aus dem Kivugebiet bekannt und unter den vielen Tausend, die ich im Freiland und in Museumssammlungen sah, gab es nur eine auffällige Farbabweichung, die jedoch grau war. Dieses Stück existiert im Britischen Museum unter der Nr. 66,19. Es wurde von B.A. Neal und M.J. Delany im Queen Elizabeth Park in Uganda gesammelt und als „*Lophuromys sikapusi* (melano)" bestimmt. Meines Wissens wird es von den beiden Sammlern in der Literatur nicht erwähnt. Es handelt sich um ein adultes ♀, das trächtig war und 87 g wog. Die Färbung von Rückenmitte und Oberseite von Händen und Füßen ist ein dunkles Grau, wobei die Dunkeltönung von den schwarzen Haarspitzen kommt, unterhalb derer die Haare eindeutig grau sind. Nach den Flanken und den Kopfseiten zu hellt es sich dann in Hellgrau auf. Die ganze Unterseite ist weißlich. Von ihr heben sich die dunklen Flächen der Hände und Füße besonders deutlich ab, ebenso die dunkle Nasengegend. Diese dunkle Hautfarbe besteht aber auch bei *L. sikapusi* mit normalfarbenem Haarkleid. Dieses Stück liegt bei Körper- und Schädelmaßen im Normalbereich der Art — ist also als bloße Farbmutante einzustufen.

Fazit: Es ist nicht auszuschließen, daß die vier als *Lophuromys cinereus* beschriebenen Stücke graue Farbmutanten von *L. flavopunctatus* sind.

Notizen zu den östlichen Unterarten von *L. sikapusi*

Fünf Unterarten dieser von Guinea bis Tanzania vorkommenden Art wurden bisher bekannt (Dieterlen 1976, 1978). Die Validität der drei ostafrikanischen Formen ist recht ungewiß: *pyrrhus* vom südlichsten Sudan, *ansorgei* aus dem Gebiet der Kavirondo-Bucht des Victoriasees in Kenya und *manteufeli* vom Südende des Victoriasees in Tanzania. Da *manteufeli* mit *ansorgei* vermutlich zu Recht synonym zu setzen ist (Allen & Loveridge 1933), verbleiben die beiden restlichen Formen zur Überprüfung. Diese habe ich an Material aus dem Südsudan, Uganda und Kenya durchgeführt und bin zum folgenden Ergebnis gekommen:

L. sikapusi pyrrhus: Die typischen Stücke dieser Form zeichnen sich auch im volladulten Alter durch eine leuchtendrote Bauchseite aus. Bei der Mehrzahl der 18 von mir untersuchten Bälge aus dem südlichen Südsudan, bestätigte sich dieses Merkmal. Südwärts durch Uganda und Zaire (Garamba Park), von wo viel Material gesichtet wurde, werden derart rotbäuchige Stücke seltener und mehr noch bei andern *sikapusi* aus andern Gebieten Zaires und Ostafrikas. Dieses Merkmal tritt gehäuft erst wieder bei *sikapusi* in Liberia auf.

L. sikapusi ansorgei: Die meisten untersuchten Stücke dieser Form kommen aus der weiteren Umgebung der Typus-Lokalität Mumias in West-Kenya, besonders aber aus dem Raum von Kisumu. Die Mehrzahl zeichnet sich durch eine schwarzbraune, also besonders dunkle Rückenfärbung und durch eine auffallend dunkle Bauchfärbung aus. Wie schon Hollister (1919) bemerkt, scheint dieser Färbungstyp auf ein relativ kleines Gebiet um die genannten Orte beschränkt zu sein — was ich auch anhand zusätzlichen Materials bestätigen kann — während er die von ihm untersuchten Ugandastücke und von Guas Ngishu/Kenya einer nicht benannten Unterart zuordnet. Hatt (1940) glaubte, alle von ihm verglichenen Ugandastücke als *ansorgei* (einer Bezeichnung, die sicher nicht richtig war) von seiner nicht benannten Ituriwald-Serie subspezifisch abtrennen zu müssen. Eine weitere deutliche Form existiert auf der Insel Bukase im ugandischen Teil des Victoriasees, auch sie könnte nach Santiapillai (1975) subspezifischen Rang haben.

Alles in allem möchte ich die Unterartenfrage von *L. sikapusi* vom östlichen Regenwaldblock bis nach Ostafrika folgendermaßen charakterisieren: Die beiden an einem größeren Material nachprüfbaren Unterarten *pyrrhus* und *ansorgei* haben sich in bezug auf die Färbung für relativ kleine Gebiete im Bereich der Typuslokalitäten als ungefähr abgrenzbar erwiesen. Dazwischen liegen riesige Gebiete (große Teile Ugandas und des nordöstlichen Zaire), die undeutlich ausgeprägte Formen beherbergen.

Die von mir (Dieterlen 1976: 88/89) geäußerte Vermutung hat sich also nach Untersuchung weiteren Materials bestätigt: Die Art *L. sikapusi* sei in ihr östliches Verbreitungsgebiet in relativ rezenter Zeit von Westen her eingewandert oder/und ihre dort überwiegend durchgehende Verbreitung habe noch kaum zu isolationsbedingter Unterartenbildung geführt.

Bemerkungen zu Verbreitung und Status anderer *Lophuromys*-Arten

Lophuromys rahmi: Den zweiten Nachweis des Vorkommens der Art östlich des zentralafrikanischen Grabens in Rwanda brachten Van der Straeten & Verheyen (1983). Fundort: Kayove (01°48' S/29°21' E).

Lophuromys medicaudatus: Eine beträchtliche Erweiterung des Verbreitungsgebietes nach Norden (Mt. Movu/Zaire) ergab sich auch bei dieser Art durch die Mitteilung von Verschuren et al. (1983) (Abb. 1). — Ein ursprünglich als „*Lophuromys aquilus laticeps*" bestimmtes Stück (Coll. Chapin, Tshibati/Kivu/Zaire, 1.2.1956) endeckte ich im New Yorker Museum (AMNH No. 181167). Dieses adulte ♀ weist mit 114 mm KRL und 30,8 mm gr. Schädellänge die derzeitigen Maximalmaße der Art auf.

Lophuromys luteogaster: Zwei neue Fundorte bestätigen bzw. erweitern beträchtlich die bisher bekannte Verbreitung (Abb. 1). Der Nachweis von Schlitter & Robbins (1977) bei Bafwasende vermittelt zwischen den schon bekannten Punkten

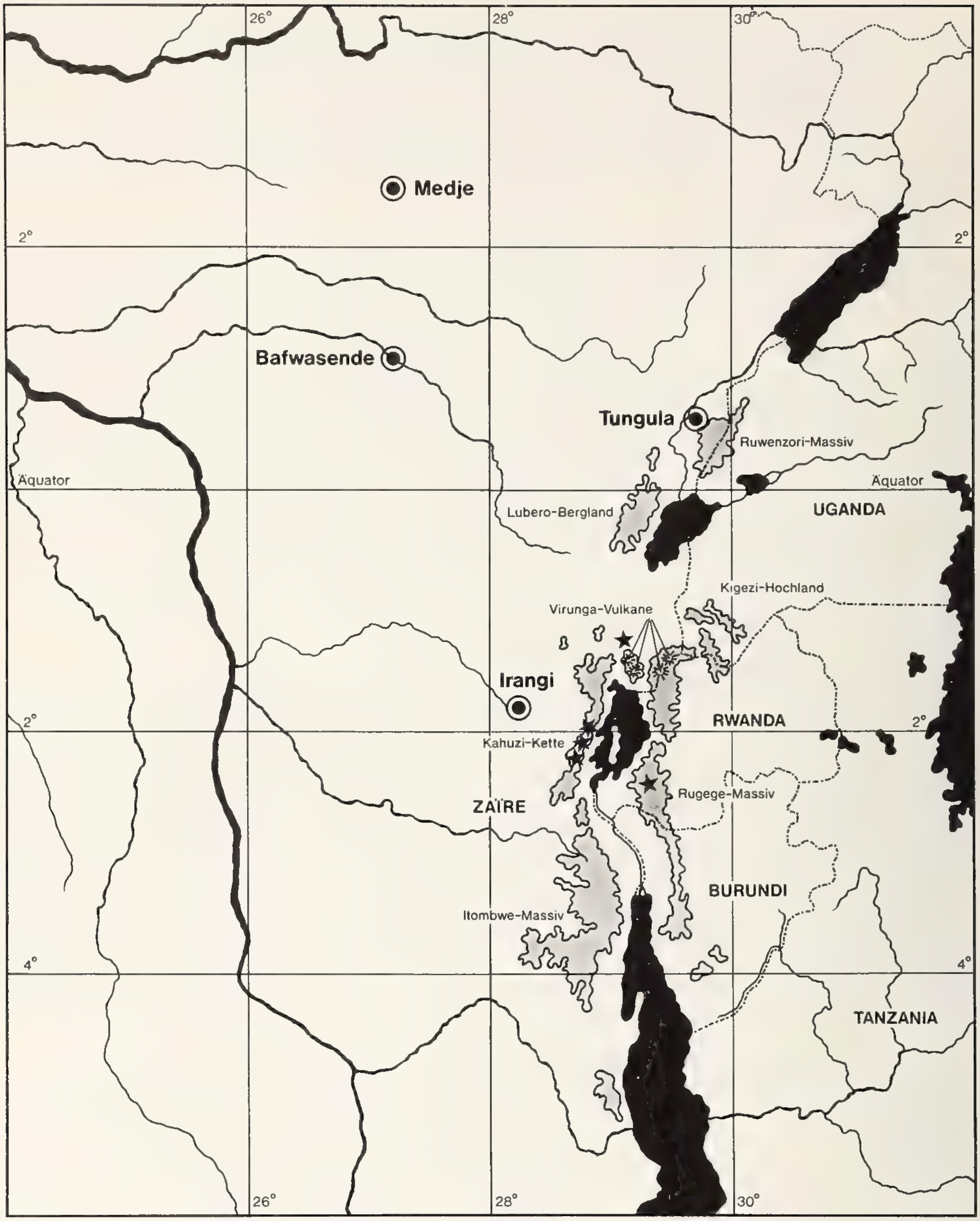

26°
28°
30°
26°
28°
30°
2°
2°
Äquator
Äquator
2°
2°
4°
4°
Medje
Bafwasende
Tungula
Ruwenzori-Massiv
Lubero-Bergland
UGANDA
Kigezi-Hochland
Virunga-Vulkane
Irangi
RWANDA
Kahuzi-Kette
Rugege-Massiv
ZAÏRE
BURUNDI
Itombwe-Massiv
TANZANIA

Abb. 1: Die Verbreitung der drei Arten der Untergattung *Kivumys*; *woosnami*: graue Zonen, die gleichzeitig alle oberhalb 2000 m liegenden Gebiete entlang des Grabenbruches bezeichnen; *luteogaster*: vier Fundorte mit schwarzweißen Kreisen; *medicaudatus*: Sternchen im Bereich des Kivusees.

Medje und Irangi, während der Fundort Tungula (Nebenfluß des Semliki) die Verbreitung der Art weit nach Osten ausdehnt (Verschuren et al. 1983). Bezeichnenderweise für *L. luteogaster* liegt dieser Ort trotz der Höhenlage von 1100 m noch im Bereich des äquatorialen Tieflandregenwaldes.

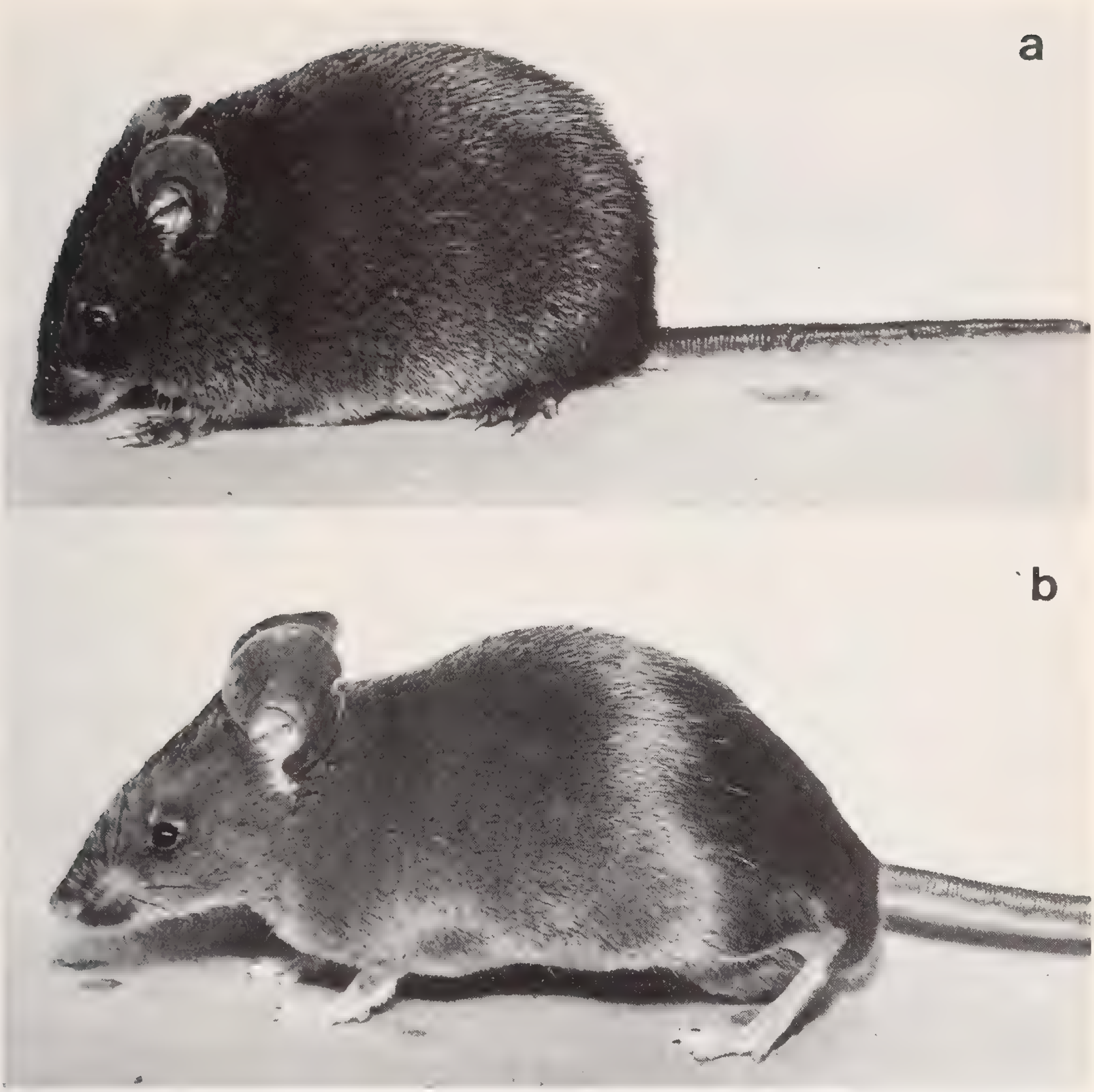


Abb. 2: Vergleich von *Lophuromys flavopunctatus* (a) und *L. woosnami* (b), Vertreter der Untergattungen *Lophuromys* bzw. *Kivumys*. Die *Kivumys*-Arten haben längere Ohren, längere Hinterfüße mit kürzeren Krallen und viel längere Schwänze.

L. nudicaudus: Der von Verheyen & Van der Straeten (1980) bestimmte Karyotyp ergab 2 N = 56, wobei der Artstatus von *nudicaudus* (aber auch ein beträchtlicher Polymorphismus) bestätigt werden konnte.

Die Gattung *Lophuromys* — Gemeinsamkeiten und Aufteilung in zwei Untergattungen

Durch den Besitz einer Kombination vieler Merkmale, die allen zugehörigen Arten eigen sind, hebt sich *Lophuromys* klar von den anderen afrikanischen Muriden ab. Die wichtigsten dieser Merkmale sind:

1. Das bürstenartige Haarkleid und dessen teilweise ungewöhnliche und lebhafte Färbung.

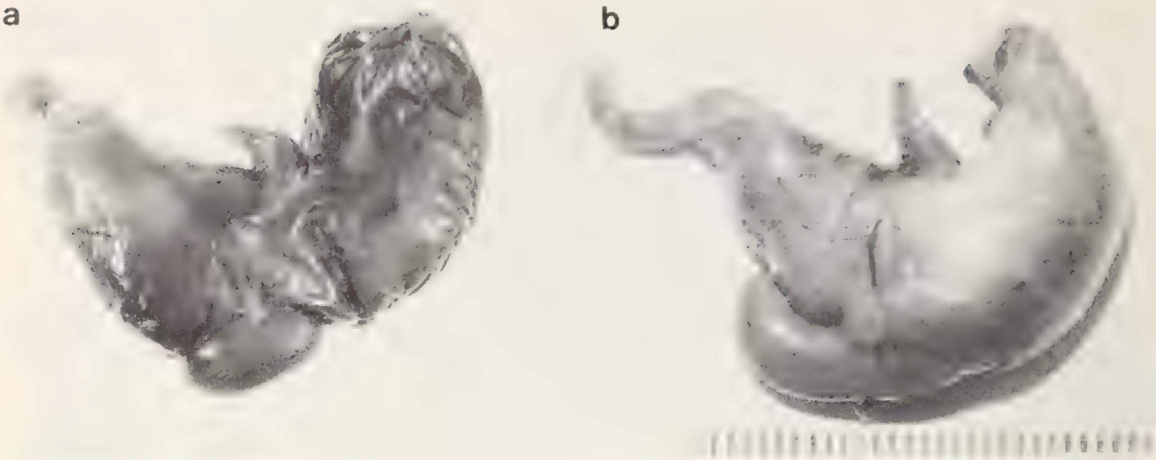


Abb. 3: Vergleich der Magendrüse von *Lophuromys flavopunctatus* (a) und *L. woosnami* (b), Vertreter der Untergattung *Lophuromys*, deren Drüsenkomplex relativ kurz-paketförmig ist bzw. der Untergattung *Kivumys*, die lang-wurstförmige Drüsen hat.

2. Die dünne und besonders am Schwanz leicht verletztbare Haut (Eine Ausnahme macht nach briefl. Mitteilung von D. W. Yalden *L. melanonyx).*
3. Der relativ gleichmäßig und spitz zulaufende Schädel, bedingt durch eine breite Interorbitalstelle und ein keilförmiges Rostrum.
4. Die relativ spitzen und steilgestellten Molarenhöcker.
5. Die stark animalische Ernährung, deren Anteile von 40 % bis fast 100 % schwanken.
6. Der Besitz eines großen Drüsenkomplexes an der äußeren Unterseite des Magens.

In meiner Arbeit über die Gattung *Lophuromys* (Dieterlen 1976) konnte ich anhand eines großen Materials und mehrerer neu hinzugekommener Arten nachweisen, wie klar sie sich in zwei taxonomische Einheiten aufteilen läßt: 1. die der kurzschwänzigen Arten: die sog. *sikapusi*-Gruppe, und 2. die der langschwänzigen Arten: die sog. *woosnami*-Gruppe.

Diese im wesentlichen schon auf Ellermann (1941) zurückgehende Gruppierung wurde von Verheyen et al. (1986) durch vergleichende Elektrophorese-Untersuchungen an 22 Gen-Orten der Arten *L. flavopunctatus* und *L. woosnami* erneut bestätigt: „...the observed genetic distance suggests that both species may belong to two different subgenera in the genus *Lophuromys*". Ich selbst schrieb 1976: „Im ganzen sind die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen so groß, daß sie den Rahmen einer Gattung nach den oftmals üblichen Begriffen sprengen. Sie stellen also mindestens Untergattungen dar. Solange die verwandschaftlichen Zusammenhänge der afrikanischen Muridengattungen nicht näher erforscht sind, möchte ich auf eine Benennung der *Lophuromys*-Gruppen als Untergattungen verzichten."

Inzwischen ist mir aber klar geworden, daß es kaum eine afrikanische Muridengattung gibt, die sich so gut für eine Untergruppierung eignet wie *Lophuromys*. Denn einerseits besitzen alle zugehörigen Arten wichtige Merkmale, die sie zu einer gemeinsamen Gruppe vereinigen, andererseits haben sich innerhalb der Gattung durch gleichartige Merkmalskombination zwei klar definierbare Gruppen entwickelt.

Aus Prioritätsgründen erhält die *sikapusi*-Gruppe die Untergattungsbezeichnung *Lophuromys*, die *woosnami*-Gruppe muß aber neu benannt werden. Am besten eignet sich der Name *Kivumys*, denn alle drei zugehörigen Arten kommen in der Zaire-Provinz Kivu vor und zwei davon sind für die den Kivusee umgebenden Gebirge des zentralafrikanischen Grabens endemisch (Abb. 1).

Die Gliederung der Gattung *Lophuromys* und die wesentlichen Unterschiede zwischen den Untergattungen zeigen die folgende Tabelle und die Abb. 2 und 3 (siehe dazu Dieterlen 1976: 86).

Gattung ***Lophuromys*** Peters, 1874

Untergattungen	***Lophuromys***	***Kivumys*** subgen. nov.
Arten	*sikapusi*[1] (Temminck, 1853) *flavopunctatus* Thomas, 1888 *nudicaudus* Heller, 1911 *rahmi* Verheyen, 1964 *melanonyx*[2] Petter, 1972 *cinereus*[3] Dieterlen & Gelmroth, 1974	*woosnami*[1] Thomas, 1906 *luteogaster* Hatt, 1940 *medicaudatus* Dieterlen, 1975
Wichtige Merkmale:		
Schwanzlänge	kurz	lang
Hinterfußlg.	kurz	lang
Krallenlänge	lang	kurz
Ohrlänge	kurz	mittel bis lang
Magendrüse	kurz — paketförmig	lang — wurstförmig
Jochbogenpl.	breit bis schmal	schmal bis sehr schmal

[1] Typusarten der jeweiligen Untergattungen

[2] Nicht alle Merkmale konnten auf Zugehörigkeit zur Ug. *Lophuromys* geprüft werden

[3] Artstatus fraglich

Zusammenfassung

An Hand neuen Materials wird die Unterartenfrage äthiopischer *L. flavopunctatus* kritisch überprüft und festgestellt, daß es lediglich (in Färbung und Größe) ökologisch bedingte Formen gibt, deren Abwandlung im jeweils gleichen Gebiet wahrscheinlich höhenabhängig ist — größere Tiere in tiefen, kleinere in höheren Lagen. *Flavopunctatus*-Stücke aus dem Raum Ankober zeigen eine phänotypische Annäherung an den dort ebenfalls vorkommenden *L. melanonyx*. Die Existenz von *melanonyx* westlich des Grabenrandes wird durch zwei Funde belegt und die Artmerkmale verglichen. Der Artstatus des zairischen *L. cinereus* wird aufgrund neuer Erkenntnisse in Zweifel gezogen — die beschriebenen Stücke könnten graue Farbmutanten von *L. flavopunctatus* sein. Eine kritische Sichtung der ostafrikanischen Unterarten von *L. sikapusi* ergibt lediglich für die Formen *pyrrhus* und *ansorgei* eine beschränkte Gültigkeit in relativ kleinen Gebieten. Bemerkungen zu Verbreitung und Status anderer *Lophuromys*-Arten sind angefügt. In einem abschließenden Überblick über die gattungstypischen Merkmale von *Lophuromys* werden die beiden Artengruppen herausgestellt, die sich durch gleichartige Merkmalskombinationen auszeichnen. Jeder wird der Rang einer Untergattung gegeben, wobei die *sikapusi*-Gruppe (5—6 Arten) die Bezeichnung *L. (Lophuromys)* erhält, während die *woosnami*-Gruppe (3 Arten) die neue Bezeichnung *L. (Kivumys)* bekommt.

Literaturverzeichnis

Allen, G. M. & A. Loveridge (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. II Mammals. — Bull. Mus. Comp. Zool. 75: 45—140.

Demeter, A. & G. Topál (1982): Ethiopian mammals in the Hungarian Natural History Museum. — Ann. hist.-nat. mus. nat. hung. 74: 331—349.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie), Nr. 285: 1—96.

— (1978): Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lophuromys* (Muridae Rodentia) in Kamerun und Gabun. — Bonn. zool. Beitr. 29: 287—299.

— & K. Gelmroth, (1974): Eine weitere Bürstenhaarmaus aus dem Kivugebiet: *Lophuromys cinereus* spec. nov. (Muridae; Rodentia). — Z. Säugetierk. 39: 337—342.

— & H. Heim de Balsac (1979): Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (Soricidae) des Kivu-Gebietes. — Säugetierk. Mitt. 27: 241—287.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. — Trustees of the British Museum, London.

Hatt, R. (1940): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 76: 457—604.

Hollister, N. (1919): East African mammals in the United States National Museum. Part II. Rodentia, Lagomorpha and Tubulidentata. — Bull. U.S. Nat. Mus. 99: 1—184.

Osgood, W. (1936): New and imperfectly known small mammals from Africa. — Publs. Field. Mus. Nat. Hist. Zool., Ser 20: 217—256.

Petter, F. (1972): Deux rongeurs nouveaux d'Ethiopie: *Stenocephalemys griseicauda* sp. nov. et *Lophuromys melanonyx* sp. nov. — Mammalia 36: 451—458.

Rupp, H. (1980): Beiträge zur Systematik, Verbreitung und Ökologie äthiopischer Nagetiere — Ergebnisse mehrerer Forschungsreisen. — Säugetierk. Mitt. 28: 81—123.

Santiapillai, C. V. M. (1975): Population variation and systematics of the genus *Lophuromys* Peters, 1874 (Rodentia: Muridae). — Dr. Phil.-Thesis, University of Southampton. Vervielfältigtes Manuskript.

Schlitter, D. A. & L. W. Robbins (1977): An additional record of *Lophuromys luteogaster* from Zaire. — Mammalia 41: 367—368.

Thomas, O. (1902): On a collection of Mammals from Abyssinia, including some from Lake Tsana, collected by M. Edward Degen. Proc. zool. Soc. Lond. 1902, 2: 308—316.

Van der Straeten, E. & W. N. Verheyen (1983): Nouvelles captures de *Lophuromys rahmi* et *Delanymys brooksi* en République Rwandaise. — Mammalia 47: 426—429.

Verheyen, W. N. & E. Van der Straeten (1980): The Caryotype of *Lophuromys nudicaudus* Heller 1911 (Mammalia-Muridae). — Rev. Zool. afr. 94: 311—316.

— M. Michiels & J. Van Rompaey (1986): Genetic differences between *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 and *Lophuromys woosnami* Thomas, 1906 in Rwanda (Rodentia: Muridae). — Cimbebasia Ser. A, Vol. 8, No. 16: 141—145.

Verschuren, J., E. Van der Straeten & W. N. Verheyen (1983): Rongeurs. — Exploration du Parc National des Virunga. Mission F. Bourlière et J. Verschuren, 4: 1—121.

Yalden, D. W., M. J. Largen & D. Kock (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2. Insectivora and Rodentia. — Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 8: 1—118.

Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, 7000 Stuttgart 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 195—207	Bonn, Oktober 1987

Disjunctions of montane forest birds in the Afrotropical Region

Alexandre Prigogine

Abstract. Geographical disjunctions of montane forest birds in the Afrotropics are explained in assuming that the crossing of the lowland forest, for example between Mt. Cameroon and the mountains around the Albertine Rift, occurred during interglacials. The probable route taken can still be seen by the present distribution of transitional forest species and it can be supposed that the montane forest birds have followed the same way. The disjunct pattern appeared when, during a subsequent glacial, the forest disappeared in most parts of the Afrotropics and the birds remained trapped on forested mountain blocks. Moreau (1966) indicated the favourable climatic conditions permitting montane forest species to reach lower altitudes, and I assume that these conditions existed during especially rainy and humid interglacials. The direction of the crossing, from east to west or vice versa, can be suggested by the general distribution of the superspecies or species in the Afrotropical Region. Most taxa seem to have crossed the lowland forest from east to west. The degree of differentiation is admitted to be correlated with the length of the isolation period. An idea of the ancientness of the crossing results from the divergence found for related taxa on the two mountain blocks.

Key words. Montane forest birds disjunctions, Afrotropics, Lowland forest crossing during interglacials.

Introduction

It has long been noted (Sharpe 1893, Reichenow 1900/01) that the forest avifaunas of Afrotropical mountain ranges are closely related and that this similarity, including highly sedentary species, could only be explained by former forest connections between the now isolated mountain blocks. Chapin (1923, 1932) suggested that climatic changes (temperature, rainfall) of the past had permitted a great extension of the montane forest, thus connecting montane areas now widely separated by lowland forest. Lönnberg (1926, 1929) particularly developed the idea that the present distribution of animals, especially birds, is the result of past climatic changes. Until recently it was believed (Moreau 1952, 1954, 1963, 1966, 1969) that these connections took place during glacials, when the cooler conditions would have permitted a greater extension of montane forests. This pluvial theory is well known and I will only give its summary. Moreau (1963) supposed that a temperature reduction of 5 ° C, during a glacial maximum, would have the effect of lowering the montane forest limits in tropical Africa from around 1500 m to 700—500 m. In the same time the decrease of the temperature was accompanied by increased precipitation. The montane forest would undergo a great extension, and free interchange between the mountain regions would have been possible during glacials. During interglacials, the climatic effects would have been the reverse of those of the glaciations. The higher temperature would have increased the lower limit of the montane forest in tropical Africa and would lead to a contraction of the present montane forest islands. The present disjunctions of montane

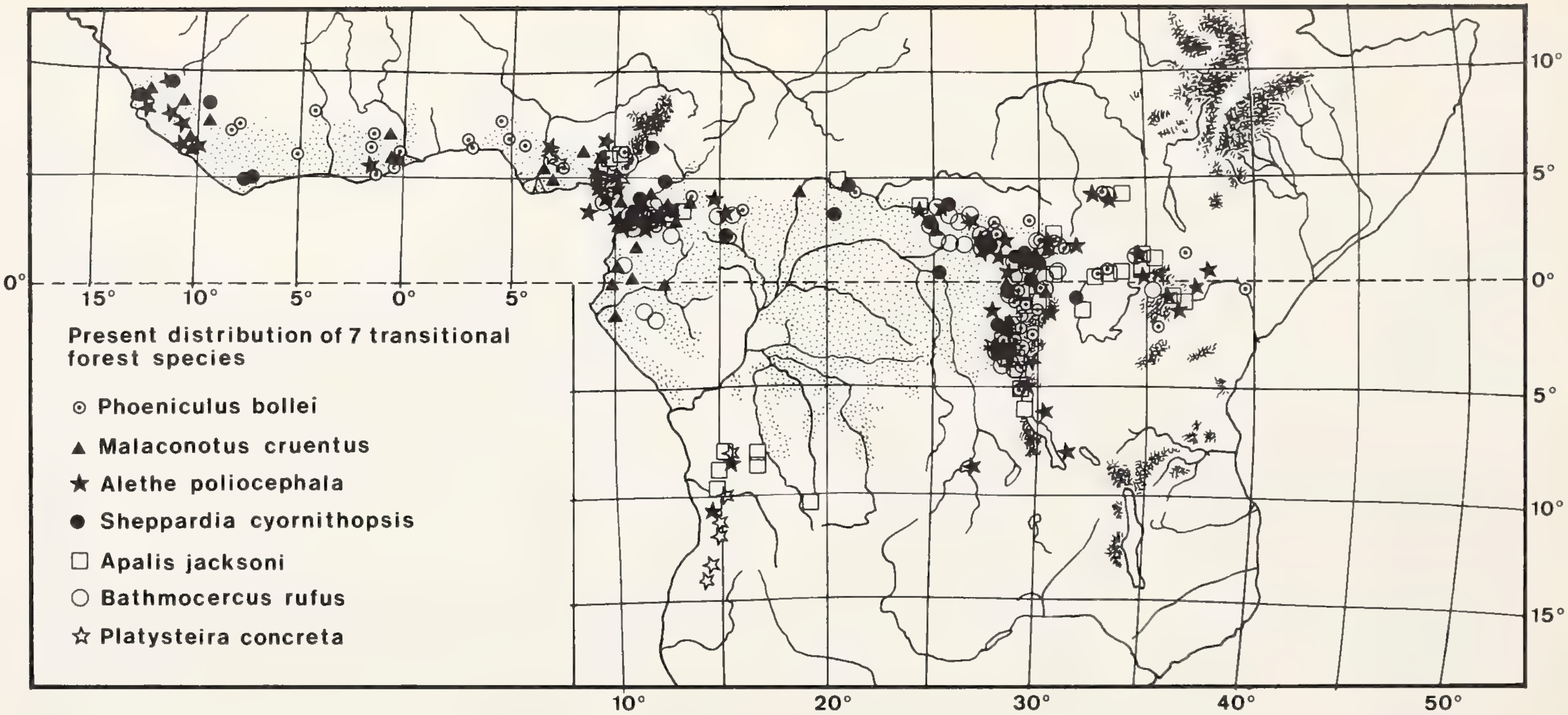

Present distribution of 7 transitional forest species
⊙ Phoeniculus bollei
▲ Malaconotus cruentus
★ Alethe poliocephala
● Sheppardia cyornithopsis
□ Apalis jacksoni
○ Bathmocercus rufus
☆ Platysteira concreta
15°
10°
5°
0°
5°
10°
20°
30°
40°
50°
0°
10°
5°
0°
5°
10°
15°

Fig. 1: Present distribution of 7 transitional forest species.

forest birds are thus a consequence of the fragmentation of a continuous range existing during glacials.

Hall (1963) in her review of *Francolinus* accepted Moreau's point of view and considered the isolated populations associated with high altitude evergreen forest as relicts from a cold and wet epoch, when the montane forest and the group as a whole had a more or less continuous distribution between the extreme points where they are now found. Hall (loc. cit.) published a map of the assumed distribution of montane forest and the connections between the various mountain blocks, in a cold and wet area, and another map showing the immense area covered by forest in a warm and wet area.

Livingstone (1975) noted that many montane species are highly temperature sensitive and that some populations of the species are widely disjunct from their nearest relatives. He suggested moreover that montane forest species were able to extend their range into lowland forest, when the climate was wet between 10,000 and 7,000 B. P.

Although the distance is much shorter between East Africa and the Ethiopian highland than between central Africa and Cameroon, only few birds were able to achieve the south-north passage across very dry country, while many montane forest birds took the more humid east-west route.

Paleoclimatologists (see Livingstone 1975, for earlier references) have added new facts to our knowledge about the vegetational cover of the Afrotropical Region, during glacials and interglacials: the glacials correspond to very arid periods and even if the temperatures were low enough to move the montane forest boundaries to lower altitudes, the aridity was too high to support forest.

These climatic conditions during glacials have been accepted by all biologists, especially ornithologists dealing with the Afrotropical Region (Livingstone 1975; Hamilton 1976, Diamond & Hamilton 1980, Crowe & Crowe 1982, Diamond 1985). Thus, during the cold and arid glacials, montane forests were reduced, while lowland forests mostly disappeared except in refugia (core areas). For this reason Moreau's hypothe-

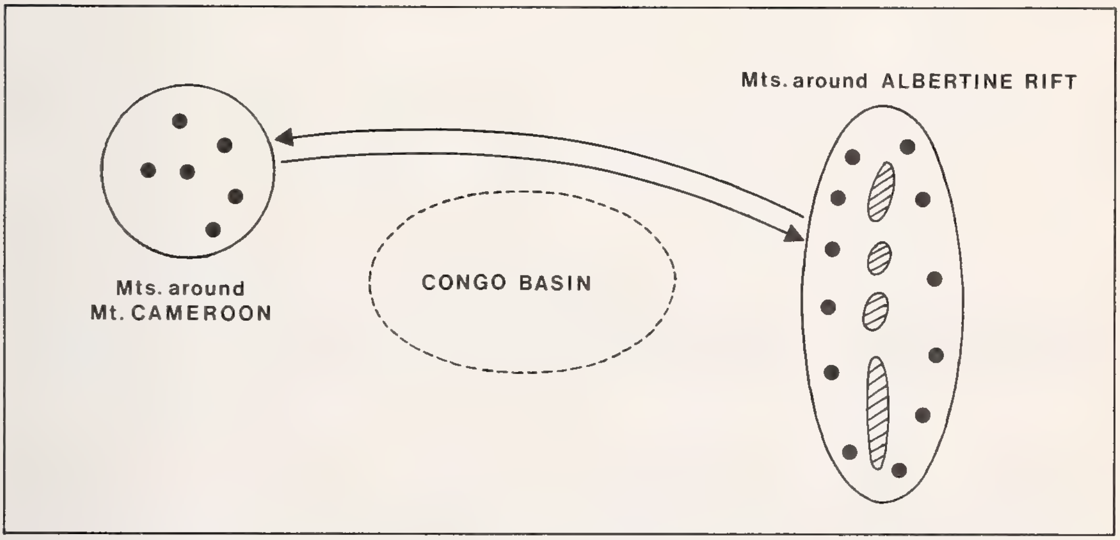


Fig. 2: Crossing the lowland forest between the mountains around the Albertine Rift and the mountains in the region of Mt. Cameroon, during especially wet interglacials. ● mountain blocks.

sis of montane forest connections during glacials cannot explain the disjunct distribution of montane forest species. Necessarily, the forest species found their way to present-day isolated montane forests not in crossing a more or less arid savanna, but in traversing the lowland forest at suitable periods, i. e. during interglacials.

Diamond & Hamilton (1980) explain disjunct distribution by lowland forest penetration of montane species when the competition was reduced, during the short period of time when the lowland forest expanded at the end of a former dry period. However, the invoked lack of competition is inadequate to explain the penetration of the lowland forest by montane forest birds, as part of the most important refugia, as the Albertine Rift and the Cameroon-Gabon refugia, also include lowland forest. Therefore, it can be assumed that during the expansion of the forest at low altitude, after a dry period, the lowland forest species coming from the refugia will be the first to occupy the new niches which appear in the expanded parts of the lowland forest.

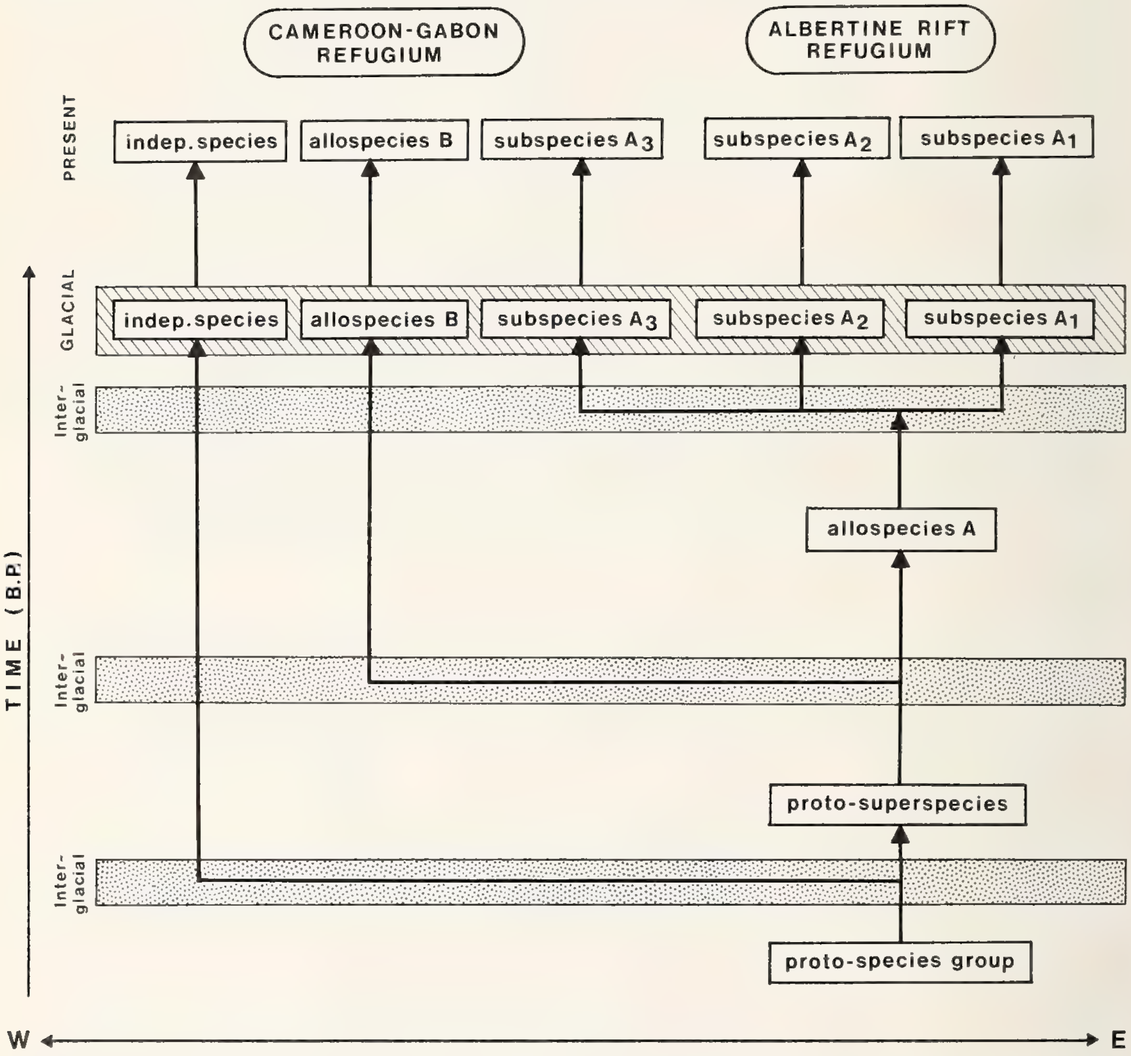

CAMEROON-GABON REFUGIUM
ALBERTINE RIFT REFUGIUM
PRESENT
indep.species
allospecies B
subspecies A3
subspecies A2
subspecies A1
GLACIAL
indep.species
allospecies B
subspecies A3
subspecies A2
subspecies A1
Inter-glacial
allospecies A
Inter-glacial
proto-superspecies
Inter-glacial
proto-species group
TIME (B.P.)
W
E

Fig. 3: Crossing the lowland forest between the two mountain blocks at different periods: a. crossing during the oldest interglacial for independent species; b. crossing during an interglacial of medium antiquity for allospecies; c. crossing during a recent interglacial for subspecies. Directions: W = west, E = east.

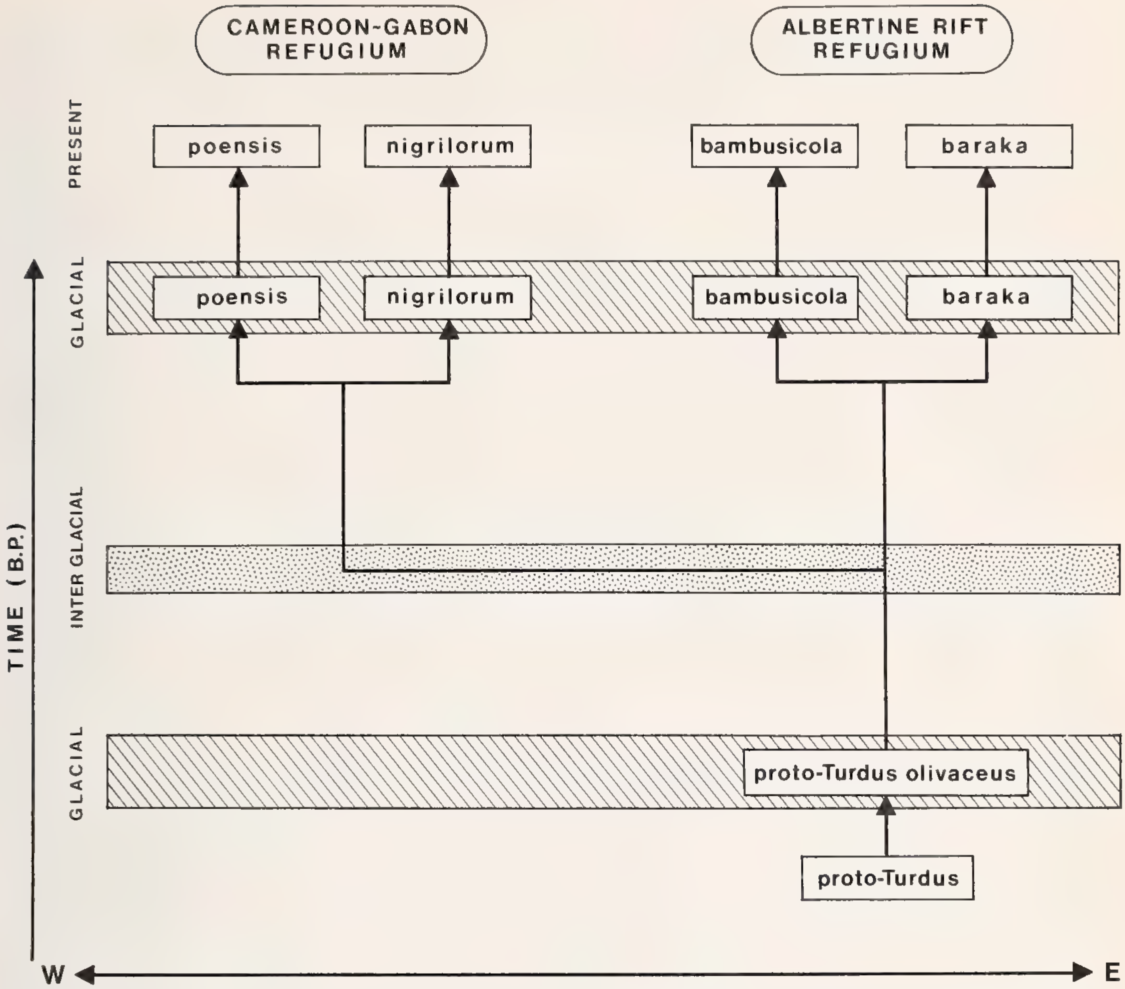

CAMEROON-GABON REFUGIUM
ALBERTINE RIFT REFUGIUM
PRESENT
GLACIAL
INTER GLACIAL
GLACIAL
TIME (B.P.)
poensis
nigrilorum
bambusicola
baraka
poensis
nigrilorum
bambusicola
baraka
proto-Turdus olivaceus
proto-Turdus
W
E

Fig. 4: Subspeciation of *Turdus olivaceus*: a. differentiation of *T. olivaceus* in the Albertine Rift refugium; b. crossing of the lowland forest during an interglacial; subspeciation in the two refugia during a subsequent glacial.

Explanation for the crossing of lowland forest by montane forest birds

How can one explain that the crossing of the lowland forest by montane forest species was possible when humid and relatively warm conditions prevailed? The answer to this question was given, in fact, by Moreau (1966) himself, who mentioned that in two regions near the tropics, where rainfall and humidity are exceptionally high, the montane birds come down to much lower altitudes than in most other places of tropical Africa where this limit is about 1500 m. This abnormal relation between the montane/lowland forest boundery and the temperature exists on the East Usambara Mts. and on Mt. Cameroon. On the East Usambara Mts. montane forest birds predominate as low as 900 m, while on the south-east face of Mt. Cameroon, where the temperature is slightly lower than on the East Usambara Mts., this limit is even 600 m.

I assume, in conformity with Moreau's findings (Prigogine, in press), that high rainfall and humidity have a great influence on the altitudinal range of montane forest birds, and that during wet periods they would have crossed, at several occasions, the lowland forest which separates the various mountains, at altitudes of 600—900 m. Later, during a subsequent dry period, the lowland forest disappeared progressively and the stenoecious montane forest species remained isolated on the mountain they had reached.

I will limit my considerations to the mountains near Mt. Cameroon (including Fernando Po) and the mountains around the Albertine Rift. The lowland forest between these two mountain blocks represents a large distance to cross, ca. 2300 km. The altitudes in the Congo basin are below 500 m, but they rise to 500—1000 m on its northern rim. Thus the route taken by the birds crossing the lowland forest can be situated in the northern part of the principal Lower Guinea forest block where the altitudes are higher. I have chosen seven species found principally in the transitional forest of eastern Zaire (*Phoeniculus bollei, Apalis jacksoni, Bathmocercus rufus, Platysteira concreta, Alethe poliocephala, Sheppardia cyornithopsis, Malaconotus cruentus*). They are absent in the Congo basin, but they are found north of it (Fig. 1). It can be assumed that montane forest birds have taken the same way during especially humid interglacials (Fig. 2). There is no reason to suppose that these species passed round the Congo basin by the south. The distance is much greater and the floristic composition of the forest south of the Congo basin is different of that found in the north.

Different ranks of related taxa are present on the two mountain blocks. It is generally admitted (Vuilleumier 1980, Cracraft 1983) that the degree of divergence of two isolated forms, having a common ancestor, is in correlation with the length of the isolation. Therefore, for independent species forming a species group, isolated on mountain ranges, the crossing occured longer ago than in the case of allospecies. The birds having crossed the lowland forest more recently are those where the differentiation reached only the subspecific level. This is shown very schematically in Fig. 3. Yet, the various orders and families do not differentiate at the same rate and it has been suggested that non-passerines need more time for speciation than passerines (Vuilleumier 1970; Prager & Wilson 1980).

Table 1 gives a list (not complete) of related taxa which are found on or near Mt. Cameroon and on the mountains around the Albertine Rift. They are indicated in increasing taxonomic rank (populations, which may be monotypic species or same subspecies, different subspecies, allospecies, independent species) (categories D to A, see Table 2).

In order to achieve information about the passage direction, either from east to west or in the opposite direction, I have considered the general distribution of the superspecies or species. Thus, if other members of the taxon are also present on the Kenya highlands, I have assumed that it has originated in the Albertine Rift refugium. Based on this hypothesis, I suggest that most (85 %) of more or less related species have probably their origin in the Albertine Rift refugium and have crossed the lowland forest from east to west. For eight taxa I am not able to suggest the direction of their passage. Since the Albertine Rift is the most important in west central Africa near the Equator, the greatest number of forest species have their origin in this refugium (Prigogine in press) and it can be expected that, during interglacials, they colonized other mountain blocks in the tropics.

What is the ancientness of the crossing of monotypic species (category D 1)? It is possible that the gene flow still occurs between isolated populations, as for *Columba albinucha*, which has a great flying capacity, and which is able to cross great distances, and has, moreover, been collected in eastern Zaire as low as 630 m (Prigogine 1971). But, in most cases, the monotypic species are sedentary birds and gene flow is out of question. It can be presumed that the isolated populations are not exposed to a strong selection pressure and that the environmental conditions are approximately the same and do not lead to a differentiation in spite of the isolation. Thus, I cannot give an appreciation of the date when these birds (category D 1) spread out. For populations formed by the same subspecies (category D 2), in spite of the great distance separating the two mountain blocks, the crossing occurred probably quite recently and the birds had no time to differentiate on the other mountain block.

When the same species inhabits the two mountain blocks and is represented in one by one subspecies and by several subspecies on the other, it has been supposed that, during a glacial, the species crossed the lowland forest and differentiated later in subrefugia during a subsequent glacial (for example *Apaloderma vittatum* which differentiated in the region of Mt. Cameroon in *francisci*).

When the same species is encountered in the two mountain blocks and is represented by several subspecies in each, it is assumed that the species, present during a first glacial in one of the refugia, succeeded, during an interglacial, in crossing the lowland forest, then differentiated in each refugium during a subsequent glacial (Fig. 4).

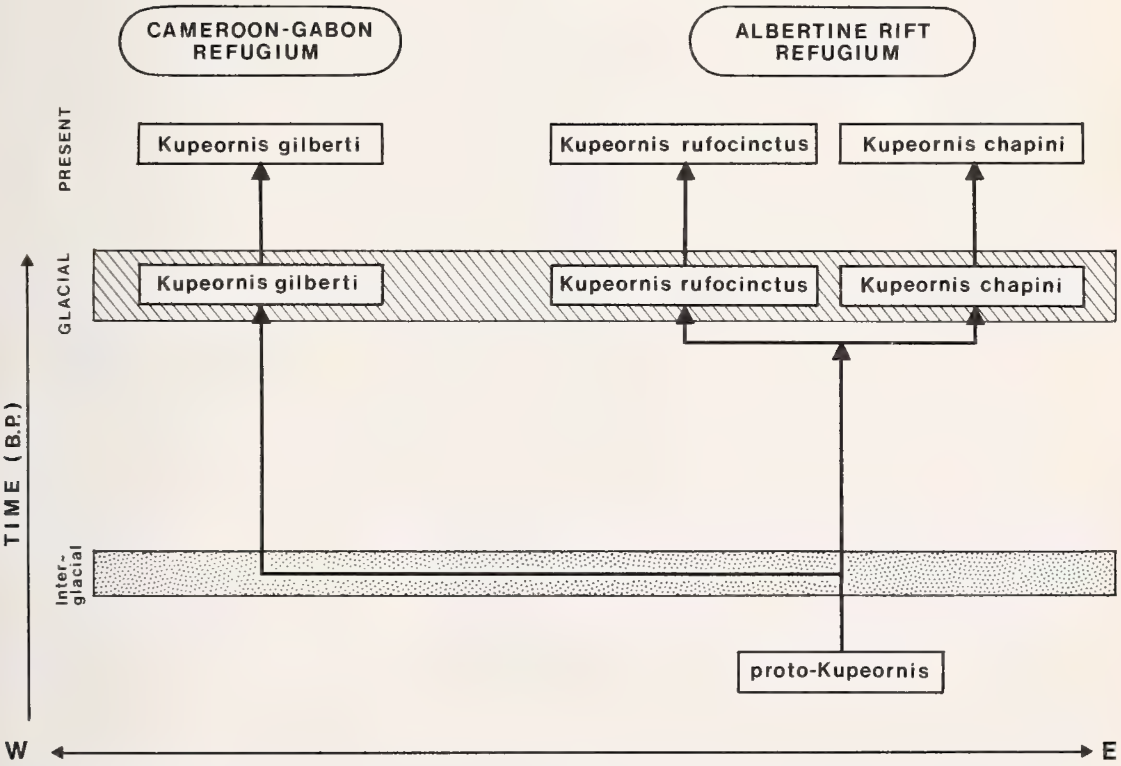

CAMEROON-GABON REFUGIUM
ALBERTINE RIFT REFUGIUM
PRESENT
Kupeornis gilberti
Kupeornis rufocinctus
Kupeornis chapini
GLACIAL
Kupeornis gilberti
Kupeornis rufocinctus
Kupeornis chapini
TIME (B.P.)
Inter-glacial
proto-Kupeornis
W
E

Fig. 5: Speciation of the superspecies *Kupeornis rufocinctus*: a. crossing of the lowland forest during an old interglacial by the common ancestor of the superspecies; b. evolution in one allospecies in the Cameroon-Gabon refugium, and in two taxa which are allospecies in most subrefugia of the Albertine Rift refugium, except in the Itombwe highland where they are paraspecies.

Table 1: List of taxa found in the region of Mt. Cameroon and on the mountains around the Albertine Rift.

Mt. Cameroon	Albertine Rift	Category	Direction of spread
Monotypic species		D 1	
Columba albinucha	*Columba albinucha*		W ← E
Laniarius luehderi	*Laniarius luehderi*		W ← E
Alcippe atriceps	*Alcippe atriceps*		W ← E
Kakamega poliothorax	*Kakamega poliothorax*		W ← E
Ploceus insignis	*Ploceus insignis*		W ← E
Same subspecies		D 2	
Coracina caesia pura	*Coracina c. pura*		W ← E
Apalis c. cinerea	*Apalis c. cinerea*		W ← E
Cryptospiza r. reichenovii	*Cryptospiza r. reichenovii*		W ← E
Different subspecies		C	
Aplopelia larvata simplex	*Aplopelia l. jacksoni*		W ← E
Apaloderma vittatum camerunensis *Apaloderma v. francisci* (1)	*Apaloderma v. camerunensis*		W ← E
Phoeniculus bollei okuensis	*Phoeniculus b. jacksoni*		W ← E
Pogoniulus c. coryphaeus	*Pogoniulus c. hildamariae*		W ← E
Dendropicos e. elliotii *Dendropicos e. johnstoni* *Dendropicos e. kupeensis* *Dendropicos e. schultzei*	*Dendropicos e. elliotii*		?
Smithornis sharpei zenkeri	*Smithornis s. eurylaemus*		?
Andropadus t. tephrolaemus *Andropadus t. bamendae*	*Andropadus t. kikuyuensis*		W ← E
Dryoscopus angolensis boydi	*Dryoscopus a. nandensis* *Dryoscopus a. kungwensis*		W ← E
Laniarius p. poensis *Laniarius p. camerunensis*	*Laniarius p. holomelas*		W ← E
Malaconotus m. multicolor *Malaconotus m. batesi*	*Malaconotus m. graueri*		W ← E
Malaconotus cruentus gabonensis	*Malaconotus c. adolfifriederici*		W → E
Alethe p. poliocephala	*Alethe p. carruthersi* *Alethe p. vandeweghei*		W ← E
Cossypha i. insulana (2) *Cossypha i. granti*	*Cossypha i. kungwensis* *Cossypha i. schoutedeni* *Cossypha i. kaboboensis*		W ← E
Sheppardia c. cyornithopsis	*Sheppardia c. lopezi*		W ← E
Sheppardia r. roberti	*Sheppardia r. rufescentior*		W ← E
Zoothera c. crossleyi	*Zoothera c. piletti*		W ← E
Turdus olivaceus nigrilorum *Turdus o. poensis*	*Turdus o. bambusicola* *Turdus o. baraka*		W ← E
Alcippe a. monacha *Alcippe a. claudei*	*Alcippe a. abyssinica* *Alcippe a. ansorgei*		W ← E
Bradypterus baratti camerunensis *Bradypterus b. manengubae* *Bradypterus b. lopesi*	*Bradypterus b. barakae*		W ← E
Bradypterus c. bangwensis	*Bradypterus c. cinnamoneus* *Bradypterus c. midbreadi*		W ← E
Cisticola c. discolor *Cisticola c. adametzi*	*Cisticola c. chubbi* *Cisticola c. marungensis*		W ← E

Mt. Cameroun	Albertine Rift	Category	Direction of spread
Prinia b. bairdii	*Prinia b. obscura*		W ← E
Apalis b. binotata	*Apalis b. personata* *Apalis b. marungensis*		W ← E
Apalis j. jacksoni *Apalis j. bambulensis*	*Apalis j. jacksoni*		W ← E
Apalis p. pulchra	*Apalis p. pulchra* *Apalis p. murphyi*		W ← E
Bathmocercus r. rufus	*Bathmocercus r. vulpinus*		W ← E
Platysteira concreta harterti *Platysteira c. kumbaensis*	*Platysteira c. graueri* *Platysteira c. kungwensis*		?
Trochocercus a. albiventris	*Trochocercus a. toroensis*		W ← E
Nectarinia p. preussi *Nectariana p. genduruensis*	*Nectarinia p. kikuyuensis*		W ← E
Serinus b. burtoni	*Serinus b. tanganjicae*		W ← E
Linurgus o. olivaceus	*Linurgus o. prigoginei*		W ← E
Ploceus m. melanogaster	*Ploceus m. stephanophorus*		W ← E
Onychognathus walleri preussi	*Onychognathus w. elgonensis*		W ← E
Allospecies		B	
Francolinus camerunensis	*Francolinus nobilis*		W ← E
Columba sjoestedti	*Columba arquatrix*		W ← E
Campethera tullbergi	*Campethera taeniolaema*		W ← E
Andropadus montanus	*Andropadus masukuensis*		W ← E
Phyllastrephus poensis	*Phyllastrephus hypochloris*		?
Phyllastrephus poliocephalus	*Phyllastrephus flavostriatus*		W ← E
Laniarius atroflavus	*Laniarius luehderi*		W ← E
Malaconotus gladiator	*Malaconotus lagdeni* *Malaconotus cruentus*		W ← E
Alethe poliocephala	*Alethe poliophrys*		W ← E
Kupeornis gilberti (3)	*Kupeornis rufocinctus* *Kupeornis chapini*		W ← E
Apalis pulchra	*Apalis pulchra* *Apalis ruwenzorii*		W ← E
Apalis sharpii *Apalis bamendae*	*Apalis porphyrolaema* *Apalis kaboboensis*		W ← E
Batis poensis	*Batis ituriensis*		W ← E
Platysteira chalybea *Platysteira blissetti*	*Platysteira jamesoni*		?
Nectarinia oritis	*Nectarinia alinae*		?
Nectarinia preussi	*Nectarinia stuhlmanni*		W ← E
Nesocharis shelleyi	*Nesocharis ansorgei*		?
Independent species (species group) (4)		A	
Cossypha isabella	*Cossypha insulana*		?
Sheppardia cyornithopsis *Sheppardia roberti*	*Sheppardia aequatorialis*		W ← E
Phylloscopus herberti	*Phylloscopus laetus* *Phylloscopus budongoensis*		W ← E

---

(1) Subspecies mostly in conformity with Jensen & Stuart (1985, 1986).

(2) *Cossypha insulana* and *C. bocagei* are not conspecific (Prigogine 1987).

(3) Field studies by J. P. Vande weghe (pers. comm.) have shown that the behaviour of the three babblers kown as *Lioptilus rufocinctus*, *L. gilberti* and *L. chapini* is different of that of *Lioptilus nigricapillus*. Serle (1949) described *Kupeornis gilberti* and this name is thus available for the three first babblers.

(4) Arrangements in superspecies and species groups mostly in conformity with Hall & Moreau (1970) and Snow (1978).

Table 2: Classification of taxa (Table 1) found near Mt. Cameroon and on the mountains around the Albertine Rift.

Category	Taxa	W ← E	W → E	?	Total
D 1	Monotypic species	5			5
D 2	Same subspecies	3			3
C	Different subspecies				
	One ssp. on same massif	13	1	1	15
	At least two ssp.	16		2	18
B	Allospecies				
	One sp. on same massif	9		3	12
	At least two spp.	4		1	5
A	Independent species	2		1	3
	Total	52	1	8	61

Fig. 5 represents the situation when one allospecies is found near Mt. Cameroon, while the two others inhabit the mountains around the Albertine Rift. It is supposed that the crossing of the lowland forest and the isolation of *Kupeornis gilberti* is of great ancientness, especially as *K. gilberti* is very different from *K. rufocinctus* and *K. chapini*. The question has even been raised wether *K. gilberti* is a member of the same superspecies (Jensen & Stuart 1985).

Laniarius luehderi, a monotypic species (if *L. brauni* and *L. amboimensis* are considered as different species), is found at proximity of the two mountain blocks. According to Hall & Moreau (1970), *L. atroflavus* is an allospecies of *L. luehderi*. The proto-superspecies originated in the Albertine Rift refugium and evolved later in three proto-allospecies in the same refugium: proto-*atroflavus*, proto-*mufumbiri* and proto-*luehderi*. This speciation occured at a very old period. More recently proto-*atroflavus* crossed the lowland forest and reached Mt. Cameroon. Proto-*mufumbiri* remained in the region of the Albertine Rift, while the monotypic *luehderi* crossed the lowland forest more recently.

A complicated case is given by *Cossypha isabellae* and *C. insulana* considered by Hall & Moreau (loc. cit.) as members of a species group. *C. insulana* and *C. bocagei* form a superspecies (Prigogine 1987) and therefore it can be supposed that *C. insulana* crossed the lowland forest from east to west. It is difficult to make a suggestion for *C. isabellae*. It is possible that this species had its origin in the Cameroon-Gabon refugium in a period of great ancientness, before *C. insulana* arrived in the region of Mt. Cameroon.

Discussion

Since the late seventies palynological studies have proved that, during glacials, the climate was cool and arid and that the forest disappeared in the Afrotropics except in forest refugia. However, even the climatic refugium concept (Haffer 1967) has been criticized recently (Endler 1981, Connor 1986), but Mayr & O'Hara (1986) gave strong support for the refugium hypothesis, at least for Africa. Yet, Moreau's supposition of montane forest connections during glacials can no longer be upheld. The disjunct distribution of montane forest birds needs another explanation.

My paper is based on the preponderant influence of high rainfall and humidity on the lower limit of montane forest species. The favourable climatic conditions for the crossing of lowland forest, at medium altitudes, were present during interglacials and during these periods this kind of birds reached mountain blocks situated even far away. This hypothesis is based on facts observed by Moreau (1966) in two regions of tropical Africa. Thus, the forest connections permitting the spread of sedentary birds were present, not during glacials, but during interglacials. The disjunct pattern appeared when, during a subsequent glacial period, the forest disappeared, except in the forest refugia, and the montane forest birds became isolated on the mountain ranges reached during interglacials.

In most cases the population differentiated during a glacial, sometimes even into two or more subspecies (Fig. 4). The patchy distribution between the subrefugia of the two refugia is difficult to unterstand. Probably there are several factors involved: competition, extinctions, climatic conditions (altitude and exposition), surface area (varying from one subrefugium to another).

Table 1 represents only an attempt to suggest the direction of the lowland forest crossing by various bird taxa. As already mentioned, it is based on the distribution of species or superspecies in the Afrotropical Region but it is impossible to take account of extinctions which happened probably during the Quaternary. For several taxa the direction seems evident. For others a doubt remains.

In general it appears very difficult to establish the ancientness of the crossing between the two mountain blocks followed by differentiation. Using the DNA—DNA hybridization technique Sibley & Ahlquist (1985) found for congeneric species a criterium of ca. 10-0 MYA. The upper limit corresponds to the end of the Tertiary, the Pliocene. Though the calibration of the $T_{50}H$ curve remains under discussion, it seems that the crossing of the lowland forest and the isolation of congeneric birds on another mountain block started already at the end of the Tertiary.

On the other hand, Mayr (1963) gave examples of subspeciation in birds where the isolaton was less than 10,000 years. But he added that the completion of the speciation process might take up to one million years.

For the subrefugia of the Cameroon-Gabon refugium Jensen & Stuart (1985, 1986) concluded that, since the period of isolation was relatively short, probably less than 20,000 years, most of the differentation was at the subspecific level.

It is necessary to keep in mind that the ideas developed in this paper are working hypotheses and that, possibly, other ideas will be formulated in the future, based on new facts.

Acknowledgements

I am most grateful to Dr. P. Devillers who commented on earlier drafts of this paper.
This paper is dedicated to Professor M. Eisentraut for his great contribution to our knowledge of the avifauna of Cameroon and Fernando Po, on the occasion of his 85th anniversary.

Zusammenfassung

Es wurde eine Theorie vorgeschlagen, um die zoogeographische Trennung zwischen den montanen Waldvögeln in der afrotropischen Region zu erklären. Sie basiert auf der Hypothese, daß der Durchzug durch Tieflandwälder zwischen dem Mount Cameroon und den Bergen um

das Albertinrift in der Interglazialperide erfolgte. Die Route, die sie genommen haben, kann noch an der aktuellen Verbreitung der Waldvögel aus mittlerer Höhe erkannt werden, und man kann davon ausgehen, daß die Bergwaldvögel denselben Weg genommen haben. Das disjunkte Verbreitungsmodell trat auf, als während der folgenden Eiszeit die Wälder in fast allen afrotropischen Regionen verschwanden und die Vögel auf bewaldete Gebirgszüge beschränkt waren. Moreau (1966) wies auf das günstige Klima hin, das es Bergwaldvogelarten erlaubte, auf niedrigere Höhen vorzudringen, und ich nehme an, daß solche Bedingungen vor allem während der regenreichen, feuchten Zwischeneiszeiten herrschten. Auf die Richtung des Durchzugs von Osten nach Westen und umgekehrt kann man aufgrund der allgemeinen Verbreitung der Superspezies und Arten in der afrotropischen Region schließen. Die meisten Taxa überquerten die Tieflandwälder wahrscheinlich von Osten nach Westen. Allgemein gesagt, steht der Grad der Differenzierung der isolierten Taxa mit gemeinsamen Vorfahren in direktem Zusammenhang mit der Dauer der Isolationsperiode. Die Divergenz, die unter miteinander verwandten Taxa gefunden wird, gibt einen Hinweis darauf, in welch früher Periode der Durchzug erfolgt sein muß.

References

Chapin, J. P. (1923): Ecological aspects of bird distribution in tropical Africa. — Amer. Nat. 77: 106—125.

— (1932): The birds of the Belgian Congo. Part 1. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 65: 1—756.

Connor, E. F. (1986): The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. — Tree 1: 165—168.

Cracraft, J. (1983): Species concepts and speciation analysis. — Current Ornithology, Vol. I: 159—187.

Crowe, T. M. & A. A. Crowe (1982): Patterns of distribution, diversity and endemism in Afrotropical birds. — J. Zool. London 198: 417—442.

Diamond, A. W. (1985): The selection of critical areas and current conservation efforts in tropical forest birds. In A. W. Diamond & T. E. Lovejoy (eds.), Conservation of tropical forest birds. — ICBP Technical Publication No. 4.

— & A. C. Hamilton (1980): The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. — J. Zool. London 191: 379—402.

Endler, J. A. (1981): Pleistocene forest refuges: Fact or fancy? In G. Prance (ed.), Biological diversification in the tropics. Chapt. 35. — New York: Columbia University Press.

Haffer, J. (1967): Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. — Amer. Mus. Nov. No. 2294: 1—57.

Hall, B. P. (1963): The Francolins, a study of speciation. — Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 10: 107—204.

— & R. E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — British Museum (Natural History).

Hamilton, A. (1976): The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: A review. — Palaeocol. Africa 9: 63—97.

— (1982): Environmental history of East Africa — A study of the Quaternary. — London: Academic Press.

Jensen, F. P. & S. N. Stuart (1985): The origin and evolution of the Cameroon montane forest avifauna. In K. L. Schuchmann (ed.), Proc. Intern. Symp. Afr. Vertebr. Bonn: 181—191.

— & — (1986): The origin and evolution of the Cameroon montane forest avifauna. In S. N. Stuart (ed.), Conservation of Cameroon Montane Forest. — ICBP, London.

Livingstone, D. A. (1975): Late Quaternary climatic change in Africa. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 249—280.

Lönnberg, E. (1926): Einige Bemerkungen über den Einfluß der Klimaschwankungen auf die afrikanische Vogelwelt. — J. Orn. 74: 259—273.

— (1929): The development and distribution of the African fauna in connection with and depending upon climatic changes. — Arkiv. för Zoologi 21A (No 4): 1—33.

Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press.

— & R. J. O'Hara (1986): The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. — Evolution 40: 55—67.
Moreau, R. E. (1952): Africa since the Mesozoic: with particular reference to certain biological problems. — Proc. zool. Soc. Lond. 121: 869—913.
— (1954): The distribution of African evergreen-forest birds. — Proc. Linn. Soc. Lond. 165: 35—46.
— (1963): Vissitudes of the African biomes in the Late Pleistocene. — Proc. zool. Soc. Lond. 141: 395—421.
— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — New York, London: Academic Press.
— (1969): Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. — J. Zool. London 158: 39—61.
Prager, E. M. & A. C. Wilson (1980): Phylogenetic relationships and rates of evolution in birds. — Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici, Vol. II: 1209—1214.
Prigogine, A. (1971): Les oiseaux de l'Itombwe et de son hinterland. Vol. I. — Ann. Mus. roy. Afr. centr., 8°, sciences zool. 185: 1—298.
— (1987): Non-conspecifity of *Cossypha insulana* Grote and *Cossypha bocagei* Finsch & Hartlaub, with the description of a new subspecies of *Cossypha bocagei* from western Tanzania. — Bull. Brit. Orn. Cl. 107: 49—55.
— (in press): Speciation pattern of birds in the Central African forest refugia and their relationship with other refugia. — Proc. 19th Intern. Orn. Congr. 1986.
Reichenow, A. (1900/1): Die Vögel Afrikas. Vol. I. — Neudamm: Neumann.
Serle, W. (1949): A new genus and species of babbler and new races of a wood-hoopoe, swift, barbet, robin-chat, scrub-warblers and apalis from West Africa. — Bull. Brit. Orn. Cl. 69: 50—56.
Sharpe, R. B. (1893): On the zoo-geographical areas of the world, illustrating the distibution of birds. — Natural Science 3: 100—108.
Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1985): The relationships of some groups of African birds, based on comparison of the genetic material, DNA. In K. L. Schuchmann (ed.), Proc. Intern. Symp. Afr. Vertebr., Bonn: 115—161.
Snow, D. W. (ed.) (1978): An atlas in speciation in African non passerine birds. — British Museum (Natural History).
Vuilleumier, F. (1970): Speciation in South American birds: A progress report. — Act. IV Congr. Latin. Zool. Vol. 1: 239—255.
— (1980): Reconstruction of the course of speciation. — Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologici, Vol. II: 1296—1301.

Dr. Alexandre Prigogine, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, rue Vautier, 29, B-1040 Bruxelles, Belgique.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 209—219	Bonn, Oktober 1987

Observation of birds during winter in North Darfur, Sudan

Reinhard Holländer

Abstract. From October up to February 1984/85 and 1985/86, respectively, wintering birds were observed in North Darfur, Province Darfur, Sudan, Africa. The results of the observation are listed, commented and the reasons for changing of the avifaunal situation in that area is discussed compared with previous results.

Key words. Aves, winter observations, faunal changes, Sudan.

Introduction

The Sahelian zone in Africa is roughly situated between the latitudes 12 N and 17 N. It is characterized as the transition zone from the Sahara desert in the north to the tropical tree savanna in the south. In this zone as a border area, birds of southern Palaearctic and the Ethiopian faunal regions meet, and moreover, in autumn and winter visitors from the northern part of the Palaearctic occur for wintering and migration.

North Darfur, the western province of Sudan, a typical country of the Sahelian zone, is bordered in the north by Egypt, in the west by Libya and Chad, in the south by the province South Darfur and in the east by Kordofan. The northern part of the province is desert with a transition to the thorn-scrub savanna in the south. As a small belt from north to south, in the western part there are some mountains, reaching altitudes of about 3000 m (Jebel Marra). Some remarkable towns and villages are El Fasher, the capital of the province, Kebkabiya, Kutum, Mellit, Malha, Um Kedadda and Wada'a.

The climate of this area is very dry, with an annual average temperature of about 26 °C and 70 mm rainfall in the north and 400 mm in the south (average 200 mm) with 9—11 arid month per year (Ibrahim 1984).

Before the draught desaster of 1966—1984 the thorn-scrub savanna reached the border of the Sahara near Malha, but by the progradient desertification this savanna is displaced about 200 km to the south, so that the border of the desert is now near Mellit.

The vegetation of the thorn-scrub savanna is, due to the relative humidity of the ground, mainly *Acacia* spp., *Ziziphus* spp., *Balanites aegyptiaca*, *Capparis decidua*, *Boscia senegalensis*, a.o. Today this typical vegetation is only found about 70 km south of El Fasher or at the foothills of Jebel Marra. The thorn-scrub savanna is resource for camel, goat and sheep breeders. Large areas, particularly around El Fasher, Mellit and Um Keddada are agriculturally used by millet growing.

The border lines of the present observation area are in the north the latitude of Malha, in the west the beginning of the foothills of Jebel Marra, Tobago Hills and Berti Hills, in the south and east the borders of the province of North Darfur. In Table 1 the places of observations are listed.

The birds were observed from October until February 1984/85 and 1985/86. If it is possible the status of the birds will be described either as a result of own observations or from the literature. Because of the large area in which observations took place, the following list must be incomplete and needs further completion.

Table 1. Places of observation in North Darfur.

El Fasher	13°37’ N/25°22’ E
El Fasher Airport	13°37’ N/25°20’ E
Hafir Golo	13°33’ N/25°18’ E
Golo Shagara	13°33’ N/25°16’ E
Hafir Jugojugo	13°42’ N/25°29’ E
Hafir Geddid-El-Sail	13°51’ N/25°27’ E
Sag ’e Nam	13°18’ N/25°35’ E
Hafir Wanda’a	12°37’ N/25°46’ E
Menawashi	12°42’ N/24°58’ E
Tawila	13°31’ N/24°53’ E
Wadi Kebkabiya	13°37’ N/24° 6’ E
Mellit	14° 5’ N/25°26’ E
Wadi Saya	14°37’ N/26° 1’ E
Malha	15°10’ N/26°12’ E

To describe the change of the avifaunal situation in North Darfur the various habitats of the birds are listed (Table 2) and the birds observed are accordingly classified. In some cases, especially with the Palaearctic migrants the most likely habitat is considered.

Table 2. Habitats of the birds described.

(1) bush, thorn-scrub, woodland
(2) savanna, grass plains
(3) desert, arid places
(4) lakes, hafirs, wet places
(5) towns, villages

List of birds observed in North Darfur

Struthionidae

Struthio camelus. — (2)* Resident Wadi Howar, a few pairs (pers. comm. Wildlife Officer); Lynes (1925): “Resident in small numbers.”

Podicipedidae

Tachybaptus ruficollis. — (4) Common winter visitor to lakes and hafirs; breeding resident Lake El Fasher; Oct. 20—Nov. 20, 1984, Lake El Fasher 20; decreasing numbers, e.g. Dec. 20, 1986 Lake El Fasher 2; increasing until end of Jan. 1986 Lake El Fasher up to 36; Lynes (1925): “Winter visitor”; Madden (1934): “Lake El Fasher 1 pair until May 1933”.

Phalacrocoracidae

Phalacrocorax africanus. — (4) Rare winter visitor; Nov. 19, 1985 Hafir Golo 2; Jan. 26, 1986 Hafir Golo 3.

Phalacrocorax carbo. — (4) Rare winter visitor; Nov. 19, 1985 Hafir Golo 2; Nov. 28, 1985, Hafir Wada’a 14.

---

* Description of habitats see Table 2.

Pelecanidae

Pelecanus rufescens. — (4) Febr. 2, 1986 Hafir Golo 1; Madden (1934): "Small parties, apparently on passage, appeared in El Fasher in May and June 1933".

Ardeidae

Ardea cinerea. — (4) Common winter visitor and resident to all hafirs and lakes, e.g. Jan. 21, 1986 Hafir Golo 28; Oct. 1984 and 1985 21 pairs nesting in an acacia tree near the souk El Fasher; Lynes (1925): "Not uncommon Palaearctic winter visitor, and more so as migrant".

Ardea melanocephala. — (4) Uncommon winter visitor; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 3; Jan. 30, 1986 Lake El Fasher 4.

Ardea purpurea. — (4) Nov. 19, 1985, Hafir Golo 1.

Bubulcus ibis. — (4) Resident? Rare in winter; during Oct.—Febr. 1985/86 at Lake El Fasher, Hafir Golo, Hafir Wada'a 3—5; Lynes (1925): "Common summer visitor to breed in the plains".

Egretta alba. — (4) Resident? Common winter visitor at all hafirs and lakes during Oct.—Febr. 1984/85, 1985/86; e.g. Oct. 19, 1984 Hafir Golo 22; Jan. 22, 1986 Hafir Golo 28; Nov. 10, 1985 Hafir Wada'a 42.

Egretta intermedia. — (4) Nov. 19, 1985 Hafir Golo 2.

Egretta garzetta. — (4) During Oct. to Febr. common at all hafirs and lakes; e.g. Nov. 11, 1985 Hafir Wada'a about 500.

Nycticorax nycticorax. — (4) Jan. 21, 1986 Hafir Golo 1 immat.; Lynes (1925): "Scarce summer visitor in the West Basin."

Ciconiidae

Ciconia abdimii. — (4) Abundant at all hafirs and lakes during Oct. up to Febr.; probably migrants from West Africa; e.g. Nov. 19, 1985 Hafir Golo 150; Nov. 10, 1986 Hafir Wada'a about 2000; Lynes (1925): "Common summer visitor to breed in the plains".

Ciconia nigra. — (4) Nov. 10, 1986 Hafir Wanda'a 11; Nov. 18, 1986 Hafir Golo 2; Lynes (1925): "Palaearctic winter visitor in small numbers in Jebel Marra".

Anastomus lamelligerus. — (4) Winter visitor, Oct. 15, 1985 Hafir Golo 1; Nov. 10 Hafir Wanda'a 8; Nov. 21, 1985 Hafir Jugojugo 1; Lynes (1925): "Occasional visitor in spring".

Leptoptilos crumeniferus. — (4) Oct. to Dec. 1984 Lake El Fasher 2; Nov. 28, 1984 Menawashi 2; Lynes (1925): "Occasional visitor in spring".

Threskiornithidae

Threskiornis aethiopica. — (4) Resident; Oct. to Dec. abundant at all hafirs and lakes; e.g. Nov. 10, 1985 Hafir Wada'a about 500; Oct. 10, 1985 Hafir Golo about 150; Lynes (1925): "Common summer visitor to breed".

Platalea leucorodia. — (4) Jan. 21, 1986, Hafir Golo 13.

Anatidae

Anas acuta. — (4) Winter visitor; Nov. 28, 1984 Hafir Golo 8; Nov. 19, 1985 Hafir Golo 25/15; Jan. 30, 1986 Lake El Fasher 3/3; Lynes (1925): "Scarce and local Palaearctic winter visitor and migrant".

Anas crecca. — (4) Winter visitor; Nov. 19, 1985, Hafir Golo 1/1; Febr. 7, 1986, Lake El Fasher 5/5; Lynes (1925): "Palaearctic migrant in small numbers".

Anas clypeata. — (4) Jan. 20, 1986 to midth of Febr. 1986 Hafir Golo and Lake El Fasher up to 10/12; Lynes (1925): "Scarce and local Palaearctic winter visitor and migrant".

Anas querquedula. — (4) Jan. 21 1986 Hafir Golo 4/4.

Anas platyrhynchos. — (4) Nov. 15, 1984 Lake El Fasher 4.

Dendrocygna bicolor. — (4) Jan. 21, 1986 Lake El Fasher 2.

Plecopterus gambensis. — (4) Nov. 3, 1984, Hafir Geddid-El-Sail 1.

Aythya nyroca. — (4) Nov. 19, 1985 Hafir Golo 1/1; Jan. 20, 1986 to midth of Febr. 1986 Hafir Golo and Lake El Fasher 3/3 and 2/2 resp.

Alopochen aegyptiacus. — (4) Nov. 20, 1984, Hafir Golo 1.

Accipitridae

Torgos tracheliotus. — (2) During Oct. to Febr. common in all parts of the area, especially near towns and villages; Lynes (1925): "Common resident".

Gyps rueppellii. — (2) Abundant in all parts of the area, especially near towns and villages; Lynes (1925): "Fairly common resident"

Gyps africanus. — (2) From Oct. to Febr. a few spec. at the slaughter place El Fasher; Lynes (1925): "Common resident; probably breeding in winter".

Necrosyrtes monachus. — (2) From Oct. to Febr. a few spec. at the slaughter place El Fasher; Lynes (1925): "Common to the centre of the Province".

Neophron percnopterus. — (2) Abundant in all parts of the area during all the time; e.g. slaughter place El Fasher up to 40; Lynes (1925): "Common resident".

Terathopius ecaudatus. — (2) Nov. 28, 1984 Hafir Golo 1; Lynes (1925): "Common resident, north up to about Lat. 14".

Milvus migrans migrans. — (5) Abundant winter visitor in all parts of the area, particularly near towns and villages, rare in the open savanna; e.g. El Fasher Oct. to Dec. 1985 about 300; Jan. to Febr. decreasing numbers.

Milvus migrans parasiticus. — (5) Breeding resident near towns and villages; e.g. El Fasher about 30 pairs; Lynes (1925): "Very common resident".

Melierax metabates. — (2) From Dec. to Jan. 1985 El Fasher-East 2; Lynes (1925): "Common resident".

Melierax gabar. — (1) Dec. 30, 1985 El Fasher-Shoba 2; Febr. 26, 1986 El Fasher-Shoba 2; Lynes (1925): "Common resident where there is sufficient tree-growth".

Elanus caeruleus. — (2) Febr. 3, 1986 Geddid-El-Sail 1; Lynes (1925): "Not uncommon, probably resident".

Buteo buteo. — (2) Febr. 2, 1986 South of El Fasher 1.

Accipiter badius. — (2) Dec. 14, 1985 Lake El Fasher 1; from Dec. 1985 to Febr. 1986 El Fasher-East 1/1.

Circus macrourus. — (2) Nov. 10, 1985 Sag'e Nam 1; Dec. 4, 1985 Golo-Shagara 1; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 1; Febr. 3, 1986 Geddid-El-Sail 1; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor".

Aquila rapax. — (2) Species observed may belong to the *nipalensis* group; winter visitor to all parts of the area where there are trees and water.

Haliaetus vocifer. — (4) Nov. 10, 1985 Hafir Wada'a 1; Nov. 19, 1985 Hafir Golo 2; Lynes (1925): "Occasional summer visitor or migrant".

Circaetus gallicus. — (2) Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor".

Circaetus cinereus. — (2) Lynes (1925): "Fairly common resident in the plains".

Hieraaetus pennatus. — (2) Lynes (1925): "Fairly common Palaearctic migrant".

Falconidae

Falco tinnunculus. — (2) Nov. 10, 1985 north of Sag'e Nam 2/1; Dec. 14, 1985 Shagara and Airport El Fasher 1 male; Dec. 4, 1985 south of the airport El Fasher 1/1; Nov. 1985 to Febr. 1986 El Fasher-East 1/1; with the exception of some winter visitors (*F. t. tinnunculus*), the pairs at the airport and El Fasher-East seem to be resident pairs because of their typical behaviour; Lynes (1925): "*F. t. tinnunculus* common Palaearctic winter visitor".

Falco biarmicus. — (2) Dec. 12, 1985 Hafir Jugojugo 1; Jan. 28, 1986 El Fasher-east 1; Lynes (1925): "Common resident wherever there were hills".

Falco chiguera. — (2) Lynes (1925): "Fairly common resident; only a bird of the plains and lower altitudes".

Falco naumanni. — (2) Lynes (1925): "Palaearctic migrant".

Phasianidae

Numida meleagris. — (1) Lynes (1925): "Common resident from east to west, north to Meidob".

Coturnix coturnix. — (2) Lynes (1925): "Rather scarce winter visitor".

Ptilopachus petrosus. — (2) Lynes (1925): "Common resident north to Meidob where there is a combination of rocky broken ground and good cover like grass and bushes".

Francolinus clappertoni. — (3) Lynes (1925): "Common resident north to Meidob".

Rallidae

Gallinula angulata. — (4) Midth of Dec. 1985 to Febr. 1986 Lake El Fasher 2; Lynes (1925): "Scarce and local summer breeder in the West Basin".

Gallinula chloropus. — (4) Oct. 1984 to Dec. 1984 Lake El Fasher 4—6; Nov. 9, 1985 Hafir Geddid-El Sail 1; Nov. 1985 to Febr. 1986 Lake El Fasher 2—4.

Fulica atra. — (4) During all the observation time different numbers on Hafir Golo and Lake El Fasher; winter visitor.

Limnocorax flavirostra. — (4) Jan. 21, 1986 Hafir Golo 1; Febr. 8, 1986 Lake El Fasher 1; resident? Lynes (1925): "Fairly common, but local resident in the central part of the Darfur Province".

Gruidae

Grus grus. — (4) Dec. 7, 1985 El Fasher 29 flying to north-east; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 5; winter visitor.

Otididae

Eupodotis senegalensis. — (2) Nov. 29, 1984 South of El Fasher 1; Nov. 10, 1985 North of Wada'a 2/9; Lynes (1925): "Common resident in the plains, north to about 14".

Ardeotis arabs. — (2) Lynes (1925): "Common resident in the plains".

Eupodotis ruficrista. — (2) Lynes (1925): "Common resident in the plains".

Charadriidae

Hoplopterus spinosus. — (4) During all the time at Hafirs Golo, Wada'a and Lake El Fasher 3—8; winter visitor.

Vanellus tectus. — (2) Dec. 12, 1985 West of Tawila 2; Lynes (1925): "Common resident in the plains".

Vanellus leucura. — (4) Oct. 1984 to Dec. 1984 Lake El Fasher 2; Jan. 1986 to Febr. 1986 Lake El Fasher 2; winter visitor.

Vanellus gregaria. — (4) Lynes (1925): "Palaearctic winter visitor in small numbers".

Calidris minuta. — (4) Nov. 1984 to Dec. 1984 Lake El Fasher 2—8; Nov. 1985 to Feb. 1986 Lake El Fasher 1—6; Lynes (1925): "Fairly common Palaearctic migrant".

Calidris temminckii. — (4) Lynes (1925): "Palaearctic migrant in small numbers".

Calidris ferruginea. — (4) Lynes (1925): "Palaearctic migrant in small numbers".

Charadrius dubius. — (4) Dec. 4, 1985 Kebkabiya 9; Dec. 23, 1985 Lake El Fasher 1; winter visitor; Lynes (1925): "Palaearctic winter visitor in small numbers".

Charadrius hiaticula. — (4) Nov. 20, 1984 Lake El Fasher 2; Nov. 10, 1985 Hafir Wada'a 4; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 21; Dec. 23, 1986 to end of Febr. 1986 Lake El Fasher 2—4; winter visitor.

Tringa glareola. — (4) Nov. 26, 1984 Lake El Fasher 1; Nov. 23, 1985 Lake El Fasher 2; Feb. 7, 1986 Lake El Fasher 13; Lynes (1925): "Rather scarce Palaearctic migrant".

Tringa ochropus. — (4) Oct. 30, 1984 Lake El Fasher 4; Nov. 10, 1985 Hafir Wada'a 2; Nov. 18, 1985 Hafir Geddid-El Sail 2; Jan. to end of Febr. 1986. Lake El Fasher 1—3; Lynes (1925): "Palaearctic winter visitor in very small numbers".

Tringa stagnatilis. — (4) Oct. to Dec. 1984 Lake El Fasher 8—15; Nov. to Dec. 1985 Lake El Fasher, Hafirs Golo, Geddid-El Sail, Wada'a and Wadi Kebkabiya up to 20; Jan. to midth of Febr. 1986 decreasing numbers; Lynes (1925): "Palaearctic migrant; probably scarce".

Tringa nebularia. — (4) Oct. to Dec. 1984 Lake El Fasher 2—4; Nov. 22 to Dec. 10, 1985/86 Lake El Fasher 2; Jan. to midth of Febr. 1986 increasing numbers up to 18 at Lake El Fasher; Lynes (1925): "Palaearctic migrant in small numbers".

Tringa totanus. — (4) Jan. 30, 1986 Lake El Fasher 2; Febr. 7, 1986 Lake El Fasher 8; winter visitor.

Philomachus pugnax. — *(4)* Oct. 20, 1984 Lake El Fasher 1; Jan. 20 to midth of Febr. 1986 Lake El Fasher 1—7; Lynes (1925): "Fairly common Palaearctic migrant".

Recurvirostra avosetta. — (4) Jan. 21, 1986 Hafir Golo 3.

Actitis hypoleucos. — (4) Oct. to Dec. 1985 Lake El Fasher 2; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 1; Lynes (1925): "Fairly common Palaearctic migrant".

Himantopus himantopus. — (4) Abundant during all the time on all wet places and lakes; e.g. Jan. 21, 1986 Hafir Golo 130; from midth of Jan. to end of Febr. 1986 decreasing numbers; Lynes (1925): "Occasional winter visitor".

Numenius arquata. — (4) Dec. 12, 1985 Wadi Kebkabiya 1; Palaearctic migrant.

Burhinidae

Burhinus capensis. — (4) Lynes (1925): "Common resident in the plains, frequenting the bush".

Glareolidae

Cursorius cursor. — (3) During all the time 2—6 south of El Fasher; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor".

Laridae

Larus cirrhocephalus. — (4) Nov. 11, 1985 Hafir Golo 2; Nov. 25, 1985 Lake El Fasher 1; Jan. 21, 1986 Hafir Golo 23.

Pteroclidae

Pterocles lichtensteinii. — (3) Dec. 12, 1985 West of Tawila 4; Dec. 22, 1985 North of Wada'a 10; Lynes (1925): "Common resident north of Lat. 14".

Columbidae

Streptopelia senegalensis. — (5) Jan. 21, 1986 Golo-Shagara 6; Lynes (1925): "Common resident in the centre of the Province".

Streptopelia turtur. — (1) Dec. 15, 1985 Golo Shagara 1.

Streptopelia decipiens. — (2) Some spec. in the gardens near Hafir Golo; Lynes (1925): "Common resident everywhere except in the mountains".

Streptopelia roseogrisea. — (5) Abundant resident in towns and villages; Lynes (1925): "Very common resident everywhere".

Columba guinea. — (5) Abundant resident in towns and villages; Lynes (1925): "Common but somewhat local resident".

Oena capensis. — (2) Abundant resident in the area.

Psittacidae

Psittacula krameri. — (1) Nov. 10, 1984 Saya 1; Dec. 2, 1984 South of Menawashi 2; Lynes (1925): "Common resident in the plains wherever the growth of timber is sufficient".

Strigidae

Glaucidium perlatum. — (1) Lynes (1925): "Common resident in plains where the trees and bushes were thickest".

Tyto alba. — (5) Lynes (1925): "Common resident?".

Caprimulgidae

Caprimulgus aegyptius. — (2) Lynes (1925): "Scarce Palaearctic winter visitor".

Caprimulgus eximius. — (2) Lynes (1925): "Rather scarce and local resident".

Apodidae

Apus apus. — End of Oct. to midth of Nov. 1984 and 1985 El Fasher up to 50; begin of Febr. El Fasher up to 30; Lynes (1925): "Common Palaearctic migrant".

Apus affinis. — (5) Nov. 30, 1984 El Fasher 22; Dec. 5 and 11, 1985 El Fasher 20; Jan. 31; 1986 Geddid-El Sail 34; Lynes (1925): "Common resident in the hills".

Apus aequatorialis. — (2) Jan. 21, 1986 Golo 4; Jan. 31, 1986 Geddid-El Sail 6; Madden (1934): "At the lake El Fasher in April 1933 every day".

Apus melba. — Lynes (1925): "Palaearctic migrant".

Coliidae

Colius macourus. — (5) Common in towns and villages, resident; Lynes (1925): "Common resident of the plains north to Meidob".

Alcedinidae

Alcedo cristata. — (4) Nov. 19, 1985 Hafir Golo 1.

Meropidae

Merops orientalis. — (1) Nov. 10, 1985 South of Wada'a 4; Dec. 12, 1985 West of Tawila 2 resp. 4; Lynes (1925): "Common resident?".

Merops superciliosus. — (1) Nov. 5, 1984 El Fasher 2; Febr. 3, 1986 Geddid-El Sail 2.

Coraciidae

Coracias garrulus. — Lynes (1925): "Palaearctic migrant in small numbers".

Upupidae

Upupa epops senegalensis. — (1) Oct. to Nov. 1984, El Fasher 2; Lynes (1925): "Common resident north to about Lat. 14".

Upupa epops epops. — (1) Jan. 21, 1986 Golo 2; Jan. 17, 1986 and Feb. 8, 1986 El Fasher 2; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor and migrant".

Bucerotidae

Bucorvus abyssinicus. — (1) Around Kebkabiya some spec. (pers. comm. J. Hicks); Lynes (1925): "Fairly common resident south of about Lat. 13.5".

Tockus erythrorhynchus. — (1) Nov. 2, 1984 Wadi north of Saya 1; Nov. 28, 1984 north of Menawashi up to 8; Dec. 12, 1985 west of Tawila up to 12; Lynes (1925): "Common resident in the plains north to Meidob".

Tockus nasutus. — (1) Lynes (1925): "Fairly common resident north to Meidob".

Capitonidae

Lybius vieilloti. — (1) Lynes (1925): "Common resident, very characteristic of the bush and wooded parts".

Picidae

Dendrocopos obsoletus. — (1) Lynes (1925): "Common resident in the plains where there is bush and light woodlands".

Jynx torquilla. — (1) Lynes (1925): "Rather scarce Palaearctic winter visitor and migrant".

Alaudidae

Mirafra cantillans. — (2) Nov. 24, 1984 north of Saya some spec.; Lynes (1924): "Common resident of the plains" Lynes named his described species "*M. cheniana chadensis*".

Mirafra rufa. — (1) Lynes (1924): "Common resident of the central bush belts".

Galerida cristata. — (2) Common in the area; Lynes (1924): "Very common resident of the East Plain north to Meidob".

Ammomanes dunni. — (2) Lynes (1924): "Resident in the grass prairies of the East Plain".

Ammomanes deserti. — (3) Jan. 11, 1986 hills west of El Fasher 2; Lynes (1924): "Common resident of the eastern sandstone hill-tracts".

Eremopterix leucotis. — (2) Dec. 4, 1985 west of Tawila 4; Lynes (1924): "Common resident in the more open bush".

Eremopterix nigriceps. — (3) Lynes (1924): "Common resident".

Hirundinidae

Hirundo rustica. — Oct. to beginning of Nov. 1984 and 1985 El Fasher up to 50; Lynes (1925): "Common Palaearctic migrant".

Hirundo fuligula. — (5) Nov. 15, 1984 south of El Fasher 1; Jan. 30, 1986 El Fasher Airport 1.

Motacillidae

Motacilla alba. — (5) Abundant in towns and villages and wet places, end of Jan. to midth of Febr. numbers decreased; Lynes (1924): "Regular, but not plentiful Palaearctic winter visitor".

Motacilla flava flava. — (4) Oct. 20, 1984 to Nov. 5, 1984 El Fasher some spec.; Lynes (1924): "Probably a Palaearctic winter visitor".

Motacilla flava feldegg. — (4) End of Jan. 1986 to midth of Febr. 1986 Lake El Fasher some spec.

Anthus campestris. — Lynes (1924): "Common Palaearctic winter visitor".

Laniidae

Lanius excubitor. — (1) Dec. 12, 1985 west of Tawila 1; Feb.3, 1986 Geddid-El-Sail 1; Febr. 2, 1986 south of El Fasher 3; Lynes (1925): "Common resident north to Meidob".

Lanius nubicus. — (1) Nov. 20, 1984 to Dec. 1984 El Fasher 1; Dec. 12, 1985 Hafir Jugojugo 1; Jan. 27, 1986 to midth of Febr. 1986 El Fasher-Shoba 1.

Lanius collurio. — (1) Lynes (1925): "Common Palaearctic migrant".

Tchagra senegala. — (1) Dec. 13, 1985 Hafir Jugojugo 1; Lynes (1925): "Common resident in bushlands".

Nilaus afer. — (1) Lynes (1925): "Common resident of the plains".

Oriolidae

Oriolus oriolus. — Lynes (1924): "Common Palaearctic migrant".

Sturnidae

Spreo pulcher. — (2) Abundant in the open savanna; Lynes (1924): "Very common resident of the plains".

Lamprotornis chalybaeus. — (1) Dec. 4, 1985 Kebkabiya 3.

Buphagus erythrorhynchus. — (5) Dec. 4, 1985 west of Tawila 1.

Corvidae

Corvus albus. — (2) Abundant in towns and villages, decreasing numbers to the north; e.g. sleeping place in El Fasher more than 300; Lynes (1924): "Common winter visitor".

Corvus ruficollis. — (5) During observation time from Mellit north some spec. near the villages; Lynes (1924): "Scarce resident of the plains".

Corvus rhipidurus. — (5) During all the time from Mellit north some spec. near the villages; Lynes (1924): "Abundant resident of the hills".

Campephagidae

Chapephagus phoenicea. — (1) Nov. 10, 1985 south of Wada'a 2.

Pycnonotidae

Pycnonotus barbatus. — (5) Common in towns and villages; Lynes (1925): "Common resident".

Turdidae

Cercotrichas podobe. — (2) Nov. 19, 1985 Hafir Golo 1; Lynes (1925): "Common resident of the plains north to Meidob".

Cercotrichas galactotes. — (1) Lynes (1925): "Common resident of the plains, where there is enough bush".

Cercomela melanura. — (3) Lynes (1925): "Common resident in the arid hills".

Oenanthe oenanthe. — (2) Common in savanna and desert; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor and migrant".

Oenanthe isabellina. — (2) Nov. 20, 1984 Wadi Saya 1; Febr. 4, 1986 south of El Fasher 1; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor and migrant".

Oenanthe hispanica. — (2) Oct. to Dec. 1984 El Fasher West 1; Nov. 1985 to Febr. 1986 El Fasher Centre and El Fasher-Shoba 1; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor".

Oenanthe deserti. — (3) During all the time fairly common in the savanna and desert.

Oenanthe leucopyga. — (3) During observation time north of Mellit to Malha very few; Lynes (1925): "Common resident at the plain level in Meidob".

Sylviidae

Cisticola aridula. — (2) During all the time in the grass savanna around Wada'a few spec.; Lynes (1925): "Very common resident".

Cisticola ruficeps. — (2) Lynes (1925): "Common resident from quite poor bush to the more open parts of the woodlands".

Prinia clamans. — (2) Nov. 24, 1984 Malha 1; Lynes (1925): "Common resident in the north".

Hippolais pallida. — (1) Abundant in towns and villages where there are trees and bushes; Lynes (1925): "Common Palaearctic winter visitor".

Sylvia communis. — (1) Dec. 13, 1985 Hafir Jugojugo 1; Lynes (1925): "Fairly common Palaearctic winter visitor".

Sylvia rueppelli. — (1) Jan. 30, 1986 south of El Fasher 4/3, singing male; Lynes (1925): "Common, but local, Palaearctic winter visitor".

Sylvia hortensis. — (1) Lynes (1925): "Rather scarce Palaearctic winter visitor".

Sylvietta brachyura. — (1) During all the time few spec. east of El Fasher; Lynes (1925): "Common resident".

Eremomela icteropygialis. — (1) During all the time around El Fasher few spec.;

Camaroptera brevicaudata. — (1) Dec. 13, 1986 Hafir Jugojugo 1; Lynes (1925): "Common resident in bushland and wood".

Muscicapidae

Muscicapa striata. — (1) From Oct. to Nov. 1984 El Fasher; Nov. 1, 1985 El Fasher 1; Lynes (1925): "Common Palaearctic migrant".

Nectarinidae

Anthreptes platura. — (1) Nov. 19, 1985 Hafir Golo 1/1; Lynes (1924): "A rather sparingly resident".

Emberizidae

Emberiza striolata. — (3) Winter 1985/86 hills east of El Fasher 4/4; Lynes (1924): "Common in the north-east of Darfur only".

Fringillidae

Serinus leucopygius. — (5) Common in the millet fields around El Fasher and Mellit; Lynes: "Common resident of the plains".

Ploceidae

Passer eminibey. — (1) Lynes (1924): "Resident at El Fasher and not elsewhere".

Passer luteus. — (1) Lynes (1924): "Common in winter locally".

Passer motitensis. — (2) During all the time around El Fasher few spec.; Lynes (1924): "Common resident of the plains".

Passer griseus. — (5) During all the time common; Lynes (1924): "Very common resident".

Ploceus vitelinus. — (1) Nov. 11, 1985 Golo 1; Dec. 1, 1985 El Fasher-Shoba 1; Lynes (1924): "Very common resident".

Estrildidae

Lonchura malabarica. — (5) During observation time El Fasher and Mellit common; from Dec. to midth of Febr. breeding; Lynes (1924): "Very common resident".

Lagonosticta senegala. — (5) Abundant in towns and villages; Lynes (1924): Common village resident.

Pytilia melba. — (1) Lynes (1924): "Common resident of the bush and woodlands".

Sporopipes frontalis. — (1) During all the time El Fasher few spec.; Lynes (1924): "Very common resident".

Amadina fasciata. — (2) Millet fields and the edges around El Fasher and Mellit some spec.; Lynes (1924): "Very common resident".

Quelea quelea. — (2) Jan. 21, 1986 Hafir Golo 1.

Vidua chalybeata. — (5) During all the time common in towns and villages.

Discussion

The literature on the birds of Sudan, particularly on Darfur, is very scanty so that the list may be a new base of increasing observations in this area (Lynes 1924, 1925; Bowen 1926, 1931; Madden 1934, 1935, 1946; Cave & MacDonald 1955).

As compared with the observations of Lynes (1924, 1925), a change of the avifaunal situation in North Darfur is obvious. 97 species are observed both in this study and by Lynes (1924, 1925), 40 species only in this study, and 38 species only by Lynes. There is a remarkable decrease of species of the savanna and bush, and an increase of those of wet places (Table 3). This is due to two main factors: One is the enormous hunting pressure, particularly around the towns and villages. In North Darfur there are 4000 licensed hunters and an estimatedly equal number of illegal ones. All animals bigger than a rabbit or a dove are shot, mainly bustards, pigeons, doves, francolins, quails, and ducks. The other reason for the decrease is the progradient enlargement of the desert to the south. The thorn-scrub savanna and the woodlands are mostly destroyed so that most of the bush- and tree-adapted birds lost their habitat. Up to the moment, a further decrease of the avifauna can be observed with such birds.

		Number of species observed		
		this study	Lynes	Change
(1)	Bush, thornscrub, woodland	22	32	31 % decrease
(2)	Savanna, grassplains	31	39	21 % decrease
(3)	Desert, arid places	6	8	
(4)	Lakes, hafirs wet places	52	31	68 % increase
(5)	Towns, villages	17	15	

Because of the long lasting draught many of the lakes, hafirs and wet places became dry. Only few of the bigger lakes and hafirs had still enough water for the water adapted birds. Therefore such birds are concentrated at these remaining areas and the amount of species increased.

Nowadays, the reason for the desertification is understood. The base is the draught and an additional misuse of the agricultural areas, overgrasing, and an immense use of timber enlarged the Sahara desert so enormously. But unfortunately, there is only little hope to stop the man-made destroying of nature and to reculture this destroyed savanna (Ibrahim 1984; Holländer 1987).

Acknowledgements

The author is very grateful to Mrs. Claudia Walter for her patience during the investigation in Africa and to Hans-Heiner-Bergmann for his critical comments and help in preparing the manuscript.

Zusammenfassung

Winterbeobachtungen von Vögeln in Norddarfur, Provinz Darfur, Sudan, Afrika, während der Zeit von Oktober bis Februar 1984/85 und 1985/86 werden aufgelistet und kommentiert. Die Veränderung des Artenspektrums in dieser Region wird anhand von Vergleichen mit Literaturangaben diskutiert.

References

Bowen, W. W. (1926): Catalogue of Sudan Birds, Vol. 1. — Publ. of the Sudan Government (Natural History) Khartoum.

— (1931): Catalogue of Sudan Birds, Vol. 2. — Publ. of The Sudan Government (Natural History) Khartoum.

Cave, F. O. & J. D. McDonald (1955): Birds of the Sudan. — Oliver & Boyd, London.

Holländer, R. (1987): Naturschutz in der Sahelzone. — Natursch. heute, in prep.

Ibrahim, F. N. (1984): Ecological imbalance in the Republic of the Sudan — with reference to desertification in Darfur. — Bayreuth. Geowiss. Arbeiten Vol. 6, Druckhaus Bayreuth. Verlagsges., Bayreuth.

Lynes, H. (1924): On the birds of North and Central Darfur, with notes on the West-Kordofan and North Nuba Provinces of British Sudan. — Ibis 11: 399—447, 648—719.

— (1925): On the birds of North and Central Darfur with notes on the West-Kordofan and North Nuba Provinces of British Sudan. — Ibis 12: 71—131, 344—416, 541—590,757—779.

Madden, J. F. (1934): Notes on the birds of Southern Darfur. — Sudan Notes Rec. 17: 83—101.

— (1935): Notes on the Birds of Southern Darfur. Part. II. Passerine Birds. — Sudan Notes Rec. 18: 103—117.

— (1946): Bird migration at El Fasher 1944. — Sudan Notes Rec. 27: 221—223.

Priv. Doz. Dr. R. Holländer, Roonstr. 18, D-4500 Osnabrück, F.R.G.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 221—239	Bonn, Oktober 1987

Morphological variation of skeletal characters in the bird family Carduelidae: I. General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses

R. van den Elzen, H. L. Nemeschkal & H. Classen*

Abstract. In 44 carduelid species, most of them from the Afrotropical region, size and shape patterns of 44 skeletal features were investigated by principal component analyses. Obviously, mainly size-differentiation enables species of southern African canaries to coexist in the same habitat, whereas for equally-sized sympatric species differentiation in beak shape seems to be important for competitional efforts. Several functional complexes and subcomplexes are demonstrated by the principal components in contrasting measurements of skeletal characters:

1. The flying apparatus, consisting of pectoral girdle and forelimb features, is contrasted with the feeding and hindlimb locomotion apparatuses, composed by cranial, pelvic and hindlimb features.
2. The flying apparatus is subdivided into a "wing-supporting" system, constructed of wing bones, and an "engine-supporting" system, consisting of pectoral elements.
3. In the locomotory complex, the two subsets forelimb locomotion (flying) and hindlimb locomotion (hopping and perching) are opposed.
4. In beak dimensions, measurements of lengths are contrasted with measurements of depth and width, indicating a change from slender and long to blunt and broad bills.

Key words. Aves, Carduelidae, skeletal characters, size and shape variation, principal component analyses, sympatry, Afrotropis.

Introduction

This first paper in a series of coherent publications aims at an interpretation of morphological differentiations within a group of highly specialized seed-eating song-birds. General trends in the development of their morphological features are discussed in connection with sympatry in 10 South African species. This paper shall be understood as the basis for further discussions, where several other aspects will be considered.

Among the almost worldwide distributed 140 carduelid species only 33 occur within the Afrotropis. 27 form a rather closely related species-group commonly known as African canaries. Recent investigations revealed that these 27 species belong to 4 species-groups (*Ochrospiza*, *Dendrospiza*, *Crithagra* and *Serinus*) and 3 species are of uncertain affinities (*Pseudochloroptila totta*, *Serinops flaviventris* and *Alario alario*). 3 of the mentioned genera most probably radiated within the Afrotropis, whereas *Serinus canicollis* links Palaearctic faunal elements with the Afrotropical ornithofauna (Nicolai 1960, van den Elzen 1985).

The classification of Wolters (1975—1982) is founded on cladistic principles. It sets up phylogenetic entities as taxonomic units which correspond to ethological results (Nicolai 1960, van den Elzen 1985). His nomenclature is therefore taken as a basis for our study. African canaries are spread almost over the whole continent. Together with waxbills, buntings, sparrows, partly weavers, widows and larks they form the stock of seedeating Passeres within that faunal region. Carduelids are specialized in the consumption of various seeds and have evolved a complicated mechanism (Ziswiler 1965) to cut and open hard grains. Canaries have neither invaded the tropical rain forest as waxbills and weavers nor the barren country as larks did. Thus canaries show their dependence on certain food qualities and water. In general their distribution coincides with the presence of bushes or trees usable as nesting sites. A majority of species inhabits the mountainous regions from eastern to southern Africa predominantly covered with evergreen vegetation. 11 species concentrate in sympatric ranges around the Victoria basin in East Africa; in the southern Cape region of South Africa the ranges of up to 10 species touch or coincide (Hall & Moreau 1970).

---

* Sequence of authors randomly quoted.

Competition between species will be reduced if they avoid direct contact particularly within sympatric ranges. Separation is essential for species exploiting the same trophic niche, especially during the breeding season. Kear (1962) and Newton (1967, 1972) demonstrated ecological separation in European carduelid species, Skead (1960), Winterbottom (1973) and Milewsky (1978) in South African canaries. Carduelids have specialized on different food plants, seed sizes and feeding habits or exploit different strata of their common habitat; some use their legs freely as assistance in seed harvest, others collect grains from the ground with their beaks only.

Specialization often depends on morphological differentiation manifested in morphometric variation (Bock 1978, Burton 1984, Leisler 1972, 1980, 1980a). Character divergency is expected to be higher between sympatric than between allopatric species (Brown & Wilson 1956). It broadly may be explained as variation in size and shape, size being defined as the magnitude of a distinct character, shape as the proportional relation between characters (James 1982, Somers 1986). On the other hand unrelated species of the same habitat are shown to bear common features, convergencies, typical for their ecological niches (Niemi 1985, Wiens & Rotenberry 1980). (Numerical) Taxonomists see a third aspect. In their opinion similarities are due to a common ancestry, and overall similarity is an indication for phylogenetic relationship (Schnell 1970, 1970a, Sneath & Sokal 1973).

Thus three main causes are considered to be responsible for morphological variation: competition (Abbott 1977), functional constraints, and phylogeny (James 1982). Morphological evolutionary relationships therefore should best be studied in phylogenetically related species of equal adaptive zones: i. e. African canaries.

Statistical procedures

Principal component analysis is a nowadays widely accepted method to summarize raw (= original) data and to distinguish size and shape patterns (Jolicoeur & Mosimann 1960). For a better understanding we give a brief description of the methodological process (see also Wiley 1981).

Principal component analysis (in the following abbreviated as PCA) is a multivariate statistical technique employed to identify structural relationships among continuous or noncontinuous variables, in our case linear measurements of bones. Starting from correlation- or variance-covariance matrices PCA looks for linear combinations which allow to transform the raw data into a system of new coordinates (system of the so-called principal components = PCs). In contrast to the sometimes highly intercorrelated original data (= character correlations) the new variables (PCs) are mutually uncorrelated. Furthermore, the PCs are scaled in descending succession of their percentage contributions, explaining total variance of the whole character set. In many studies on measurements of organisms almost 75 % of total variance or more are explained by the first two PCs. The new and number-reduced data set is determined by an array of coefficients, the eigenvector. Its eigenvalue represents the amount of total variance which is explained by the individual PC. When the coefficient values of the eigenvector are scaled in relation to the contribution of the PC's eigenvalue to the total variance, these coefficients are called character loadings. Finally the specimens of a sample (termed OTUs, abbreviation for operational taxonomic units) may be displayed by an ordination technique and plotted in the new coordinate system. The arrangement of OTUs can be interpreted according to the distributions of their characters along the PC axes.

Material

We took 44 skeletal measurements from 208 carduelid specimens originating from most parts of the family's distributional range. Bony elements were measured with dial calipers (H. Classen and R. van den Elzen).

The characters are listed in Table 1 and figured in the Appendix. In the following we list species examined, number of specimens per species and faunal regions of species: P stands for Palaearctic region, N for Nearctis, H for Holarctis, NT for Neotropical, AT for Afrotropical region.

Serinus pusillus	n = 6	P
Serinus serinus	n = 7	P
Serinus syriacus	n = 7	P
Serinus citrinella	n = 5	P
Serinus canaria	n = 1	P
Serinus canicollis	n = 8	AT
Alario alario	n = 17	AT
Pseudochloroptila totta	n = 10	AT
Dendrospiza hyposticta	n = 6	AT
Dendrospiza scotops	n = 6	AT
Dendrospiza capistrata	n = 1	AT
Dendrospiza koliensis	n = 2	AT
Crithagra gularis	n = 6	AT
Crithagra tristriata	n = 2	AT
Crithagra mennelli	n = 1	AT
Crithagra leucoptera	n = 1	AT
Crithagra burtoni	n = 1	AT
Crithagra striolata	n = 4	AT
Crithagra albogularis	n = 7	AT
Crithagra sulphurata	n = 7	AT
Crithagra donaldsoni buchanani	n = 7	AT
Serinops flaviventris	n = 5	AT
Ochrospiza reichenowi	n = 7	AT
Ochrospiza atrogularis	n = 6	AT
Ochrospiza leucopygia	n = 5	AT
Ochrospiza xanthopygia	n = 6	AT
Ochrospiza mozambica	n = 8	AT
Ochrospiza dorsostriata	n = 6	AT
Linurgus olivaceus	n = 2	AT
Chloris chloris	n = 5	P
Chloris spinoides	n = 1	P
Chloris sinica	n = 1	P
Carduelis carduelis	n = 9	P
Spinus spinus	n = 4	P
Spinus barbatus	n = 2	NT
Spinus cucullatus	n = 6	NT
Acanthis flammea	n = 6	H
Linaria cannabina	n = 2	P
Leucosticte arctoa	n = 1	H
Erythrina erythrina	n = 1	P
Erythrina mexicana	n = 1	N
Uragus sibiricus	n = 1	P
Procarduelis vinacea	n = 1	P
Coccothraustes coccothraustes	n = 6	P

and 4 hybrids: *Ochrospiza dorsostriata* x *O. mozambica* (n = 2), *O. mozambica* x *O. atrogularis* (n = 1) and *Serinus serinus* x *S. canaria* (n = 1). Afrotropical carduelids are represented in 131 specimens and 24 species, outnumbering Palaearctic members (57 specimens, 15 species), Holarctic (7 specimens of 2 species), Nearctic (1 specimen in 1 species) and Neotropical (8 specimens, 2 species) members. Skeletons were taken both from captive birds and fieldcollected specimens. Within our sample only *Spinus cucullatus* and *Acanthis flammea* are regularly reared in captivity and can show divergencies due to domestication.— Measurements of domesticated *Serinus canaria* were disregarded because in this species morphological changes occurred with the creation of new races.

Characters originally were achieved to comprehend three functional complexes (1—3): feeding (1) and locomotion (2—3), the last represented by two locomotory systems — flying (2) and hopping-clinging (3). An R-analysis (correlation between characters over all species) nevertheless revealed highly significant correlations ($p < 0.001$) between feeding and hindlimb locomotion apparatus (Fig. 1, UPGMA-clustering).

Table 1: PCA of 44 skeletal characters in 44 carduelid species. l = length, w = width, d = depth. Extreme values in bold types.

Character number and name	PC I$_1$	PC II$_1$	F I$_1$	F II$_1$
	coefficients		squared character loadings	
Feeding apparatus				
Head				
1 Mandible, pars symphysialis	0.15	—0.08	0.77	0.01
2 Mandible, Dentale l	0.16	—0.07	0.87	0.01
3 Mandible, pars caudalis l	0.15	—0.15	0.84	0.04
4 Mandible, Dentale d	0.15	—0.07	0.84	0.01
5 Mandible, pars caudalis d	0.16	—0.02	0.92	0.00
6 Skull, w	0.16	—0.16	0.90	0.05
7 Interorbital, max w	0.16	—0.07	0.91	0.01
8 Interorbital, min w	0.14	0.11	0.73	0.02
9 Postorbital w	0.16	—0.00	0.88	0.00
10 Internasal w	0.16	0.00	0.87	0.00
11 Premaxilla l	0.16	—0.07	0.90	0.01
12 Postorbital l	0.16	—0.11	0.92	0.02
13 Quadratojugale l	0.16	—0.13	0.87	0.03
14 Orbital w	0.16	—0.15	0.90	0.04
15 Skull d	0.16	—0.13	0.92	0.03
16 Skull l	0.16	—0.11	0.94	0.02
17 Palatinum w	0.14	0.05	0.69	0.01
18 Pterygoid l	0.15	—0.05	0.79	0.00
19 Processus orbitalis quadrati	0.16	—0.05	0.89	0.00
20 Premaxilla d	0.16	—0.00	0.91	0.00
Walking apparatus				
Pelvic girdle				
21 Synsacrum l	0.16	—0.02	0.89	0.00
22 Synsacrum w	0.15	—0.03	0.79	0.00
23 Synsacrum d	0.13	—0.19	0.61	0.06
24 Synsacrum distal l	0.15	—0.16	0.76	0.05
Leg				
25 Femur l	0.16	—0.14	0.90	0.04
26 Femur w	0.15	—0.08	0.81	0.01
27 Tibiotarsus l	0.16	—0.12	0.87	0.02
28 Tibiotarsus w	0.15	—0.09	0.79	0.01
29 Tarsometatarsus l	0.15	—0.15	0.79	0.04
30 Tarsometatarsus w	0.08	—0.06	0.25	0.01
Flying apparatus				
Pectoral girdle				
31 Sternum l	0.16	**0.20**	0.88	**0.10**
32 Keel d	0.14	**0.38**	0.66	**0.26**
33 Keel l	0.15	**0.29**	0.78	**0.15**
34 Sternum distal w	0.14	0.00	0.70	0.00
35 Sternum d	0.14	**0.30**	0.74	**0.16**
36 Coracoid l	0.16	0.10	0.92	0.02
37 Hypocleidium l	0.11	**0.42**	0.44	**0.33**
38 Scapula l	0.16	0.16	0.88	0.05
Wing				
39 Humerus l	0.16	0.01	0.90	0.00
40 Humerus distal end w	0.14	0.01	0.74	0.00
41 Ulna l	0.16	0.14	0.87	0.04
42 Ulna w	0.13	0.17	0.64	0.05
43 Carpometacarpus l	0.15	**0.23**	0.81	**0.10**
44 Carpometacarpus w	0.15	0.08	0.83	0.01
Percentage of variance explained	80.6 %	4.11 %		
Cumulative variance	84.71 %			
Eigenvalue	35.50	1.81		

The linear measurements of the raw data matrix were logarithmically transformed for allometric reasons (Morrison 1976, Mosiman & James 1979). We performed three separate PCAs, one based on a correlation matrix, one on Spearman's rank correlation and one on a variance-covariance matrix. Whereas in a variance-covariance matrix each character differently contributes to the total variance of the whole character set, in a correlation matrix the contributions of the characters are always equally weighted. Spearman's rank correlation was performed to compare a parameterfree method with procedures dealing with normal distributions. The results proved to be very similar to those of the product-moment-correlation procedure (Table 1). Results presented in this paper are based on PCAs of correlation matrices.

For our study a statistical package was written in Amiga-Basic by H. L. Nemeschkal. It integrates the raw data input, transformations, PCA (Hotelling's iterative procedure), line printing and plotting. The program was prepared for a Commodore-Amiga-1000 and tested on that computer. Raw data matrices and PCA-plottings are partly stored in Bonn and partly in Vienna.

General patterns in carduelid morphology

PCA of the whole character set

We interpret the first principal component (PC I) mainly as a size factor in accordance with similar studies (Grant 1986, Leisler 1977, 1980, Niemi 1985, Somers 1986, Wiens & Rotenberry 1980). All coefficients are of positive sign and to a large extent equally high-loaded except tarsometatarsus width. Second PC (PC II) is best described as a factor opposing in a general trend the pectoral girdle as well as forelimb features to a complex consisting of the pelvic girdle, hindlimb and cranial features. In a sequence of pronounced increase tendencies, the character lengths of ulna and scapula, of ulna width, sternum length and depth, carpometacarpus, keel, hypocleidium lengths and keel depth are spread in positive direction along the PC II axis, as indicated by the high values of their character loadings with positive signs. Inversely the loadings of cranial, pelvic and hindlimb features indicate a trend to diminish shown by their character loadings with high values of reverse signs. This suggests a possible determination of the different complexes as units caused by functional constraints, namely feeding and walking apparatuses on the one hand, and flying apparatus on the other hand.

Fig. 2 shows a cluster composed of all Afrotropical species-groups combined within the whole carduelid sample. African representatives are generally of smaller size and exhibit less accentuated pectoral features than expected when we assume a random dispersal of size patterns over all geographic regions.

For example none of the species or genera living in Africa south of the Sahara reaches the size of grosbeaks, represented by *Coccothraustes coccothraustes* (Fig. 2, *C. c.*)

In Fig. 3, size arrangements of species-groups (= genera) exhibit greater size similarities between congeneric species than between genera. Similarly sized genera (mainly *Ochrospiza* and *Dendrospiza*, partly *Crithagra* including *Serinops*) diverge on the PC II axis, indicating that species of equal size are separated by different shape. In allocating the morphological characters of genera (= species-groups) to their main habitats we may assume that in general living in open country is correlated with a stronger flying apparatus, and living in forest or shrubby environments with leg elements proportionally longer than wing elements and/or a shallower pectoral girdle.

Ochrospiza, inhabitant of open and arid countrysides comprising the Sahel in northern and western Africa, the savanna from eastern to southern Africa and the Namib-

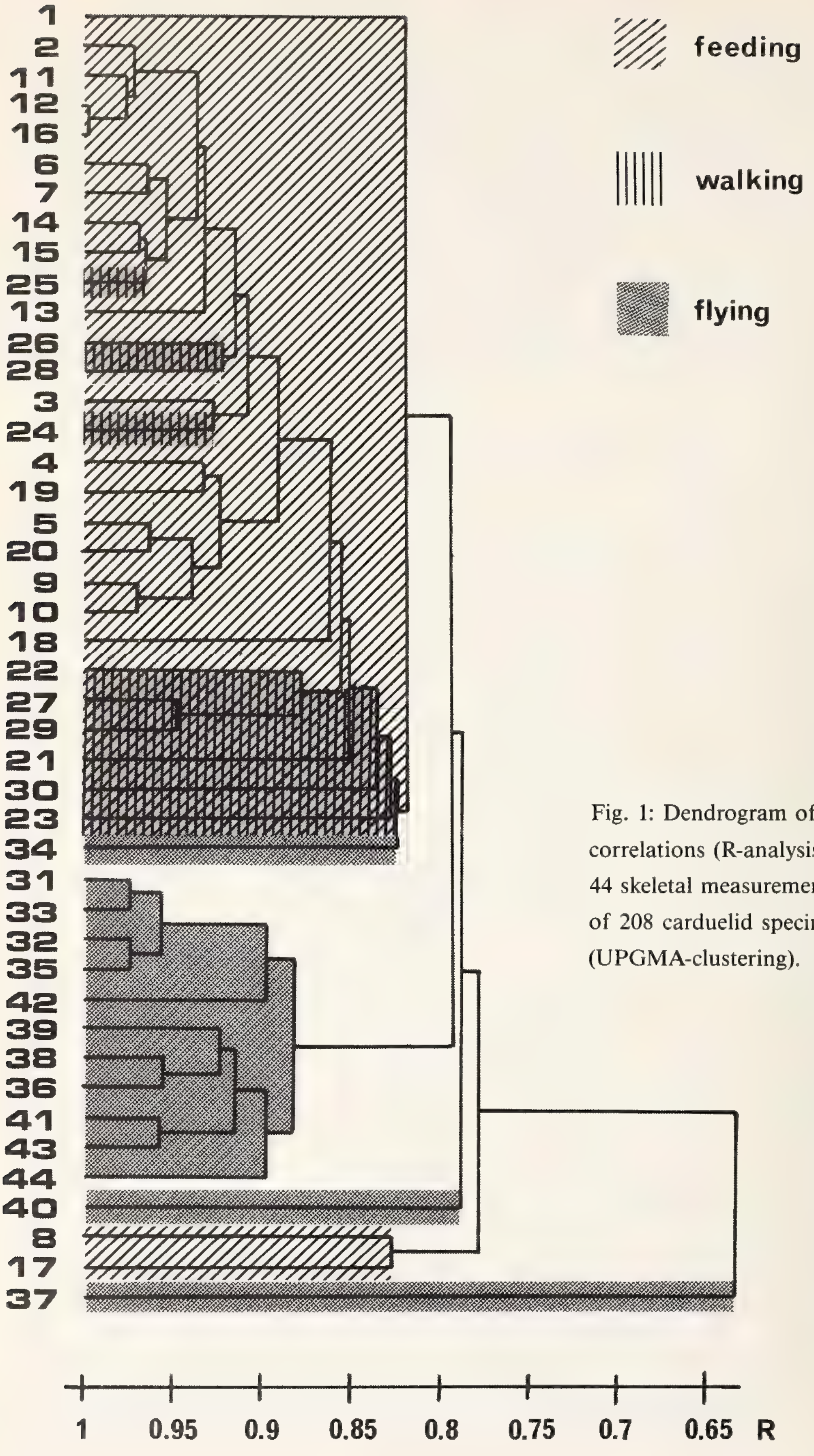


Fig. 1: Dendrogram of character correlations (R-analysis) between 44 skeletal measurements of 208 carduelid specimens (UPGMA-clustering).

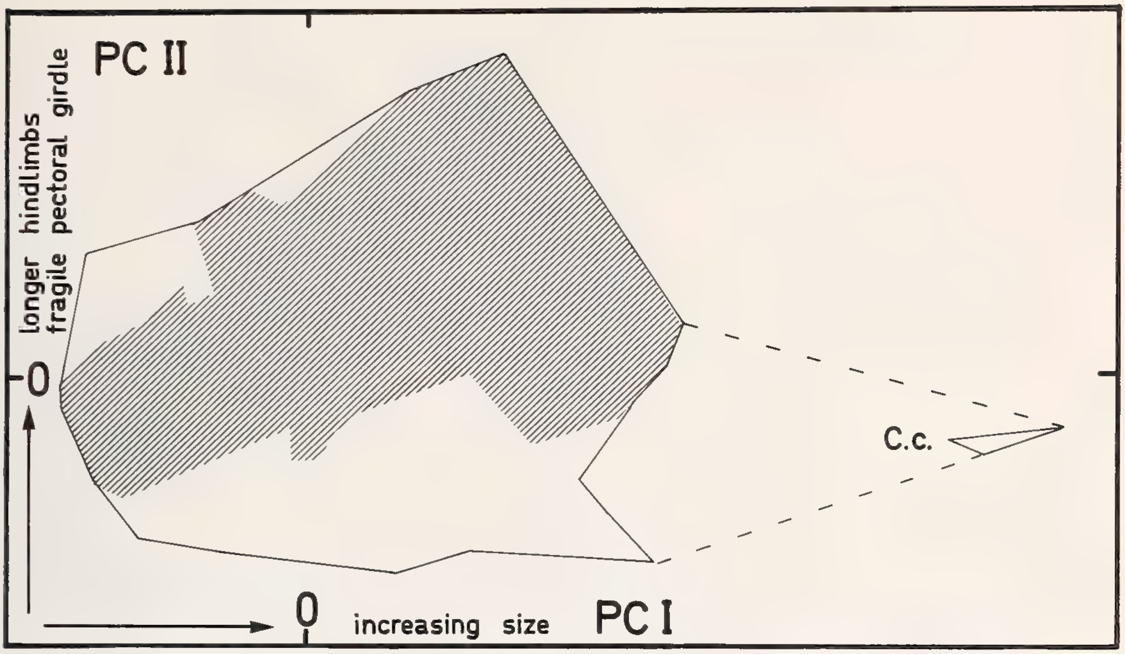


Fig. 2: PCA of 44 skeletal characters; morphological ranges of African canaries (shaded) within the whole sample of carduelids. *C. c.* = *Coccothraustes coccothraustes.*

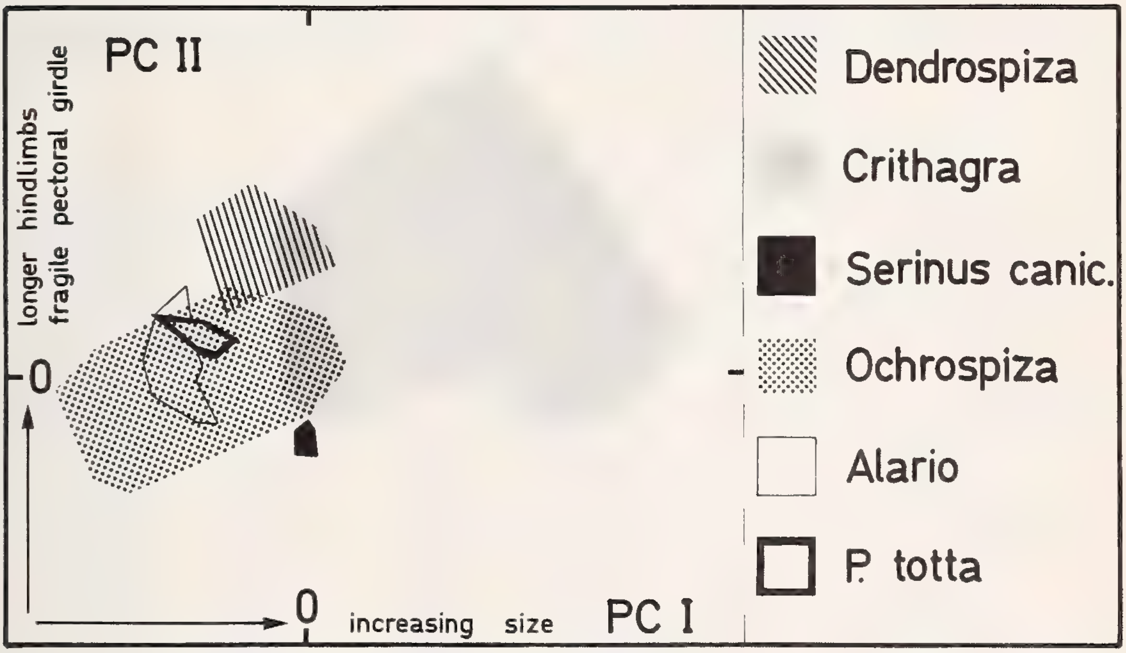


Fig. 3: PCA of 44 skeletal characters; morphological ranges of Afrotropical species-groups (= genera).

Desert in Namibia, forms the cluster of the smallest sized birds with a well-developed flying apparatus. Almost equally sized, but with accentuated cranial-hindlimb features, are members of the genus *Dendrospiza*. They live in woodland to forests along mountain sides in eastern and southern Africa. Within the genus *Crithagra* (incl. *Serinops*) divergent tendencies impede an equal interpretation: The cluster arrangement displays the largest birds with the bulkiest bills as well as the largest birds with the longest hindlimbs, but birds with the strongest bills also tend to have pronounced pectoral elements, a trend visible in the European grosbeak as well. We interpret this phenomenon as a consequence of overall size, assuming that a heavier bird needs a stronger engine to fly.

The whole African group inhabits various environments, from the subdesert steppe to woodlands and from mountains to lowlands. Species with proportionally shorter wings, a fragile pectoral girdle and longer legs are shrub- or tree-dwelling species of East African mountains.

Serinus canicollis, as his Palaearctic congeners, belongs to the group of well-flying birds with relatively short legs and bills. It inhabits evergreen mountainous areas and gardens from Ethiopia to the Cape Province in southern Africa, preferring trees as breeding sites. *Alario alario*, a shrub-dwelling bird of the Karroo and Cape macchia, is small sized and exhibits greater diversity on the shape than on the size axis. In this analysis it completely falls within the cluster of *Ochrospiza* congeners and also overlaps with *Pseudochloroptila totta.*

The Cape siskin, *P. totta*, is a bird of smaller size with slightly prolonged hindlimb features. It occupies the coastal mountain regions with shrubby vegetation in the southernmost parts of southern Africa, where it is sympatrical in range and to a great extent also in habitat with *Alario alario* and *Serinus canicollis.* As *Alario* the Cape siskin rarely stays in tree tops. It breeds in crevices of rocks or trees, *Alario* in shrubs and only *S. canicollis* regularly nests in tree tops.

PCA of the pectoral girdle

Since the pectoral girdle (as a sub-complex) mainly contributes to the forming of the shape axis, PC II, we analysed 13 measurements of the flying apparatus separately

Table 2: PCA of the flying apparatus.

Character number and name	PC I	PC II	F I	F II
	coefficients		squared character loadings	
31 Sternum l	0.29	0.01	0.96	0.00
32 Keel d	0.28	**0.35**	0.85	**0.08**
33 Keel l	0.29	0.17	0.92	0.02
35 Sternum d	0.28	**0.21**	0.88	0.03
36 Coracoid l	0.29	—0.10	0.92	0.01
37 Hypocleidium l	0.23	**0.64**	0.60	**0.26**
38 Scapula l	0.29	—0.08	0.93	0.00
39 Humerus l	0.28	**—0.35**	0.86	**0.08**
40 Humerus distal end w	0.26	**—0.44**	0.74	**0.12**
41 Ulna l	0.29	—0.17	0.93	0.02
42 Ulna w	0.26	0.03	0.73	0.00
43 Carpometacarpus l	0.29	—0.01	0.93	0.00
44 Carpometacarpus w	0.27	—0.19	0.83	0.02
Percentage of variance explained	85.31 %	4.87 %		
Cumulative variance	90.18 %			
Eigenvalue	11.09	0.63		

(Table 2): The first PC is a size axis again. In the second axis all characters of sternum and hypocleidium lengths (with positive signs) are opposed to a complex consisting of coracoid length, scapula length as well as measurements of the humerus.

A first interpretation leads to the assumption that the skeletal framework of a flying apparatus consists of two counter-developing subsets: On the one hand a “wing-supporting” system (mainly characterized by wing bones), on the other hand an “engine-supporting” system (mainly represented by pectoral features) for the insertion of the main pectoral muscles. We hope that the inclusion of wing feather proportions, wing loadings and weight data of the examined species will allow a reliable interpretation.

PCA of forelimb and hindlimb elements

In a next step we analysed 6 elements of forelimbs and hindlimbs for comparison of locomotory abilities. The results are compiled in Table 3. Leg and wing measurements diverge as indicated by PC II: Carduelidae have either relatively longer leg or longer wing elements as already indicated above by the PCA of the whole character set. Within the sample (not figured), *Ochrospiza* and *Serinus canicollis* possess longer wings and shorter legs than *Dendrospiza* and *Crithagra*. Further functionally and ecologically orientated detailed studies may elucidate these connections, because hindlimb dimensions are highly correlated with beak dimensions, and feet are used for handling food as well as for hopping and clinging. Therefore a satisfactory interpretation requires a higher amount of still unknown details on feeding behaviour.

Table 3: PCA of the locomotion complex (forelimb and hindlimb elements).

Character number and name	PC I	PC II	F I	F II
	coefficients		squared character loadings	
25 Femur l	0.41	—0.32	0.93	0.04
27 Tibiotarsus l	0.41	—0.33	0.94	0.04
29 Tarsometatarsus l	0.40	**—0.49**	0.88	**0.08**
39 Humerus l	0.42	0.14	0.94	0.01
41 Ulna l	0.41	**0.44**	0.91	**0.07**
43 Carpometacarpus l	0.39	**0.58**	0.84	**0.12**
Percentage of variance explained	90.83 %	5.88 %		
Cumulative variance	96.71 %			
Eigenvalue	5.45	0.35		

PCA of bill characters

Different food regimes and trophic competition are expected to bring about a variety of bill structures, because carduelids are birds of specialized feeding habits. The capacity to evolve significant changes in bill structures under selective constraints has already been proved by close relatives, the Hawaiian honeycreepers, Drepanidinae (Richards & Bock 1973), a subfamily of Carduelidae (Sibley & Ahlquist 1982). Even the Palaearctic grosbeaks or crossbills can be cited as an illustration of an extreme beak design within the family (Fig. 4).

Table 4: PCA of the feeding apparatus (bill characters).

Character number and name	PC I	PC II	F I	F II
	coefficients		squared character loadings	
2 Mandible, Dentale l	0.41	0.03	0.41	0.00
3 Mandible, pars caudalis l	0.40	**—0.61**	0.40	**0.07**
9 Postorbital w	0.40	**0.65**	0.40	**0.08**
11 Premaxilla l	0.42	—0.10	0.42	0.00
12 Postorbital l	0.42	—0.26	0.42	0.01
20 Premaxilla d	0.41	**0.35**	0.41	**0.02**
Percentage of variance explained	92.03 %	3.27 %		
Cumulative variance	95.30 %			
Eigenvalue	5.52	0.20		

A PCA of six selected bill characters shows that African canaries are distributed regularly within the sample of small to medium sized carduelids (Fig. 5). The first PC explains the main part of total variance and serves as size axis again (Table 4). For bill measurements PC II opposes characters of width and depth (positive signs) to characters of length. Thus the proportional change proceeds from slender and long to thick and short bills.

Fig. 6 shows, that congeneric species form again distinct clusters. Genera are not much better separated than in the foregoing analysis of all characters combined. This time *Dendrospiza* and *Crithagra* (with *Serinops* included) overlap to a greater extent than in PCA of the whole character set. In *Crithagra* smaller-faced species are supposed to tend to more slender bills whereas relatively bigger-faced species have proportionally blunter bills, reflecting the great variety of diets taken in this genus, from small seed in *C. gularis* (see chapter on beak features) to fruit in most of the other species. *Alario* again lies within the cluster of *Ochrospiza* species. Both genera feed on small seed, *Ochrospiza* preferring monocotyledon (graminoid) seed, *Alario* dicotyledon seed. *Alario*'s bill is similar in shape to (but smaller than) that of *Serinus canicollis*, a specialist on Asteraceae. With respect to these characters *Pseudochloroptila totta* is absolutely outstanding and forms a cluster of its own. It feeds on graminoid seed and occasionally some arthropods.

Commonly bill dimensions are set in relation to food size (Grant 1986, Schluter & Grant 1984, Schoener 1965). Abbott, Abbott & Grant (1975) suggest that small-billed individuals of Galapagos finches can handle both small and large seed, whereas larger billed individuals can better handle large seed. For several species of African canaries a correlation of bill dimensions with food size is indicated by Classen (1983). Bowman (1961) divided feeding functions of the bills of Galapagos finches into 3 classes: probing, tip-biting and base-crushing. Ziswiler (1965) quotes 5 functional categories: plucking, probing, depositing, cutting and husking. Slender bills are better capable to pluck small seed, large and broad ones to crush hard seed. A general analysis of the bill shape function was given by Bock (1966); for carduelids a functional analysis of beak design and jaw muscles is in preparation (H. Classen).

Patterns of sympatric South African species

A survey of the whole arrangement of OTU-clusters causes difficulties, because several ranges of species and/or genera coincide. This overlap may have different reasons of

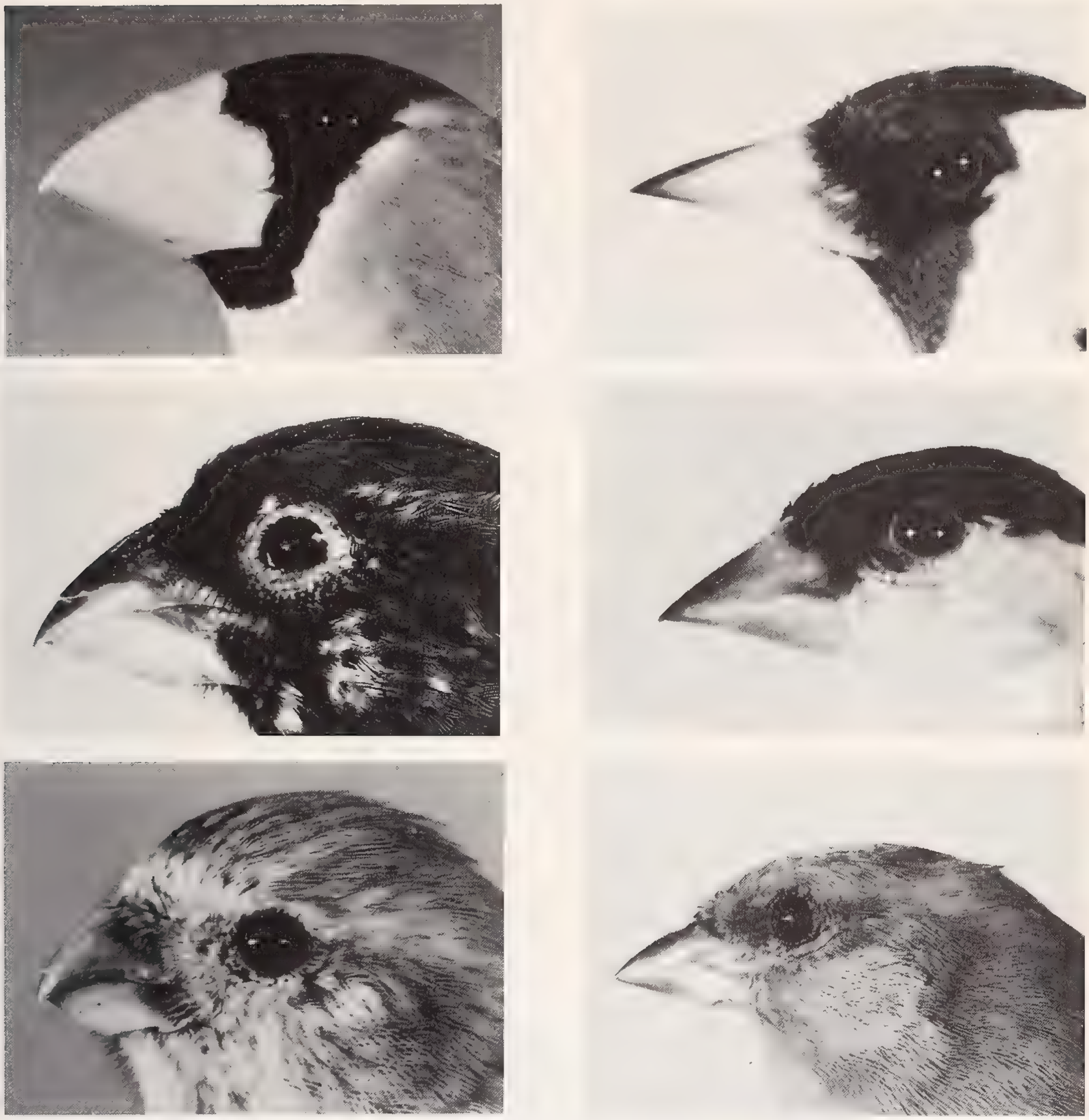


Fig. 4: Bill design in carduelids: left side — *Uragus sibiricus* (bottom); *Crithagra burtoni* (middle); *Eophona personata* — thick billed species; right side — *Serinus canicollis* (bottom); *Spinus yarrellii* (middle); *Carduelis carduelis* — long and slender billed species. Photos: H. Classen.

which we enumerate relatedness and convergencies of OTUs as the most important. To extricate logical arrays we started with the comparison of species of sympatric ranges and/or identical habitats, emphasizing on overall size and shape of bill features.

Sympatry frequently occurs among African canaries. Several species inhabit the same environment and feed in guilds the composition of which may vary regionally.

We plotted 10 South African species of at least partly sympatric ranges (Table 5) to exhibit their possible morphological differences.

These species were chosen on several grounds: 1. A majority of our material is represented by South African species. 2. Studies of their ecology and behaviour provide sufficient support for an interpretation of their morphology. 3. One of the primary

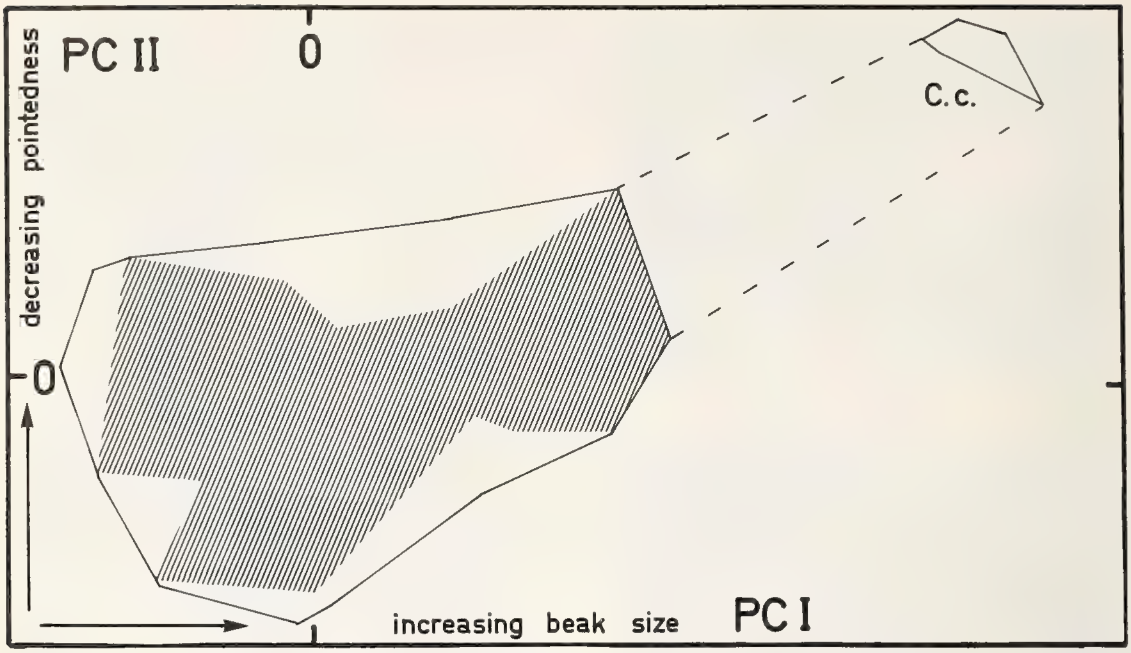


Fig. 5: PCA of 6 bill characters; morphological ranges of African canaries (shaded) within the whole sample of carduelids. *C. c.* = *Coccothraustes coccothraustes.*

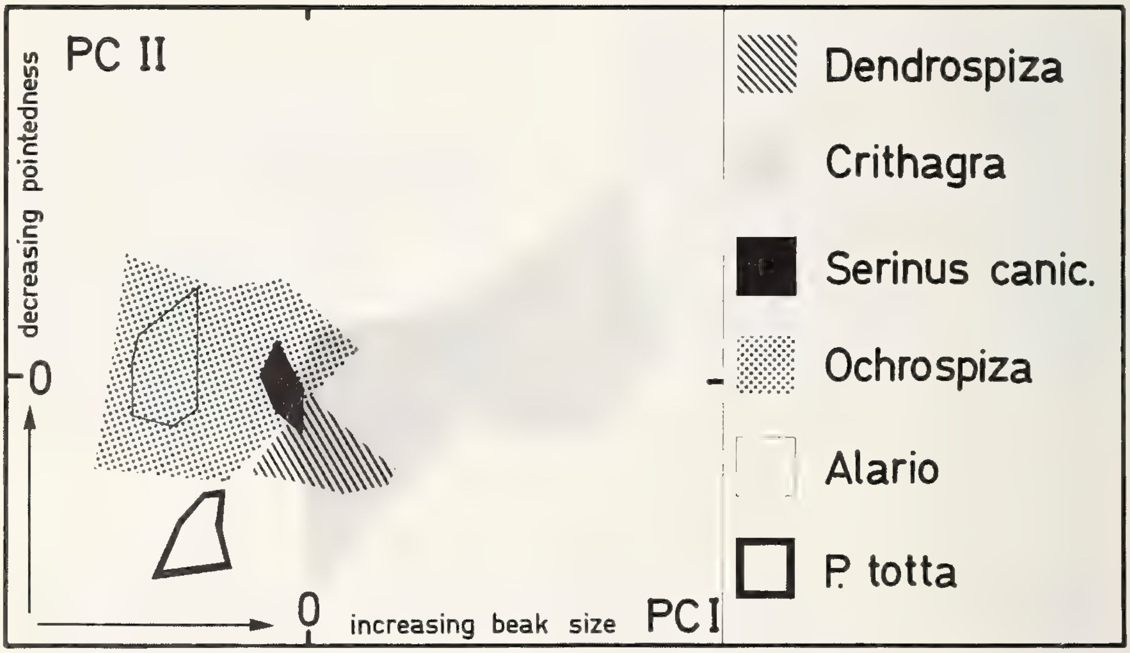


Fig. 6: PCA of 6 bill characters; morphological ranges of Afrotropical species-groups (= genera).

areas of Afrotropical plant species is situated in southern Africa (Wickens 1976). The distributional ranges of *D. scotops*, *A. alario* and *O. atrogularis* contact only marginally with all others, whereas the geographical ranges of the remainder and of *A. alario* with *O. atrogularis* broadly overlap. Distinct ecological separation is found between

Table 5: Sympatry in South African canaries; + = fully sympatric ranges, ± = small zones of overlapping ranges, — = allopatric ranges.

	D. scotops	*S. flaviventris*	*C. leucoptera*	*C. sulphurata*	*C. albogularis*	*C. gularis*	*O. atrogularis*	*A. alario*	*S. canicollis*
S. flaviventris	±	●							
C. leucoptera	—	+	●						
C. sulphurata	+	±	+	●					
C. albogularis	—	+	+	±	●				
C. gularis	+	±	+	+	+	●			
O. atrogularis	±	±	—	±	±	±	●		
A. alario	—	±	—	—	±	—	+	●	
S. canicollis	+	±	+	+	+	+	±	±	●
P. totta	—	+	+	+	+	+	—	±	+

P. totta, *S. flaviventris* and all 3 *Crithagras*, *D. scotops* and *S. canicollis* in habitat choice; between *P. totta*, *S. flaviventris* and all *Crithagras*, between *C. leucoptera* and *C. sulphurata*, between *S. canicollis*, *O. atrogularis* and the remainder in food preferences. *C. leucoptera*, *S. canicollis*, *O. atrogularis* and *P. totta* are specialized on distinct food plants (plant families). In food size, *C. sulphurata* prefer the largest, and *A. alario*, *O. atrogularis* and *P. totta* the smallest grains (Milewsky 1978).

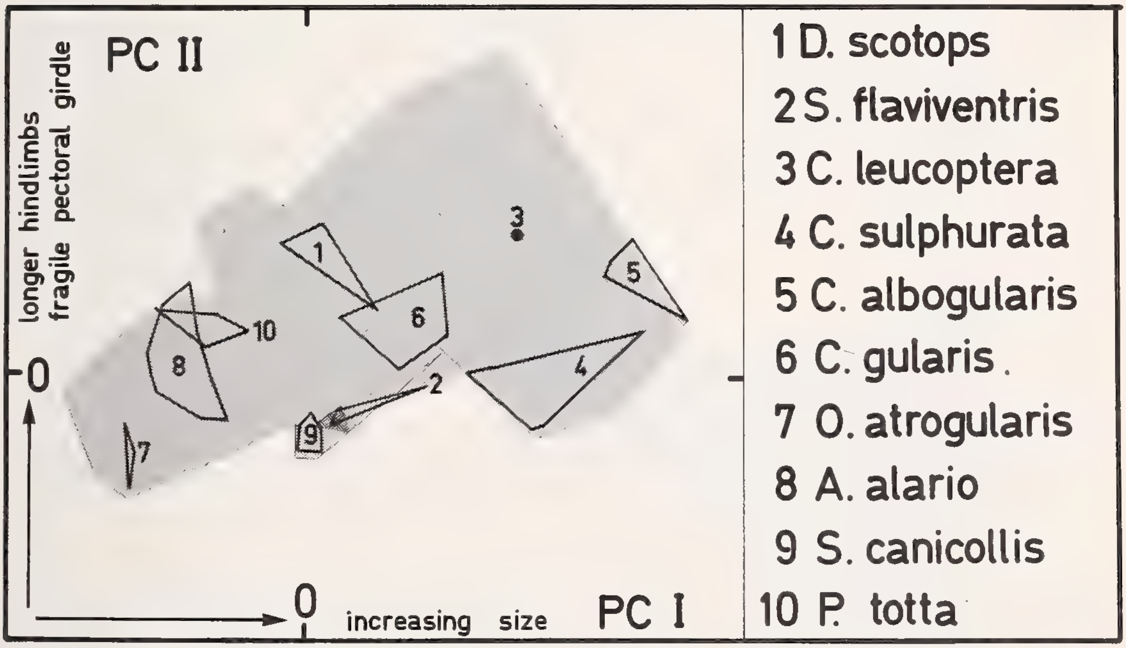


Fig. 7: PCA of 44 skeletal characters; general size and shape patterns in 10 (at least partly) sympatric South African canaries.

General size and shape patterns

The score arrangements of these 10 representatives within the whole sample of Afrotropical species along the PCs are shown in Fig. 7. *Ochrospiza atrogularis,* the smallest and best-flying species, prefers the open country; it is typical for its congeners and feeds both on the ground and in shrubby vegetation, but nests preferably in trees.

The neighbouring clusters unite three species-pairs: *Alario alario* with *Pseudochloroptila totta* in size and shape, *Dendrospiza scotops* with *Serinus canicollis* and *Serinops flaviventris* with *Crithagra gularis* in size only. *D. scotops* and *S. canicollis* are birds of mountain and forest environments. Their shape differences are greater than those between *Serinops flaviventris* and *Crithagra gularis,* two species with partly overlapping distributional ranges (Table 5). In our sample *Crithagra leucoptera* is only represented by a single individual. Nevertheless, its overall size seems to be equal to that of *Crithagra sulphurata,* but its shape is different. Both meet in the same environment, but food items as well as food size differ significantly (Milewsky 1978). The congeneric *C. albogularis* is shaped similarly to *D. scotops* and *C. leucoptera,* but considerably larger.

In general the 10 species cluster almost regularly upon the size axis (PC I). Distributions along the shape axis will show, if we compare our examples with the whole set of African canaries, that emphasis is laid rather on pectoral elements than on characters of the hindlimbs.

Beak features

Beak characters separate species arrays in a different manner. Again, PC I as the size divides species to a greater amount than the shape axis. The general arrangement assumes exclusion of a per chance distribution (Fig. 8).

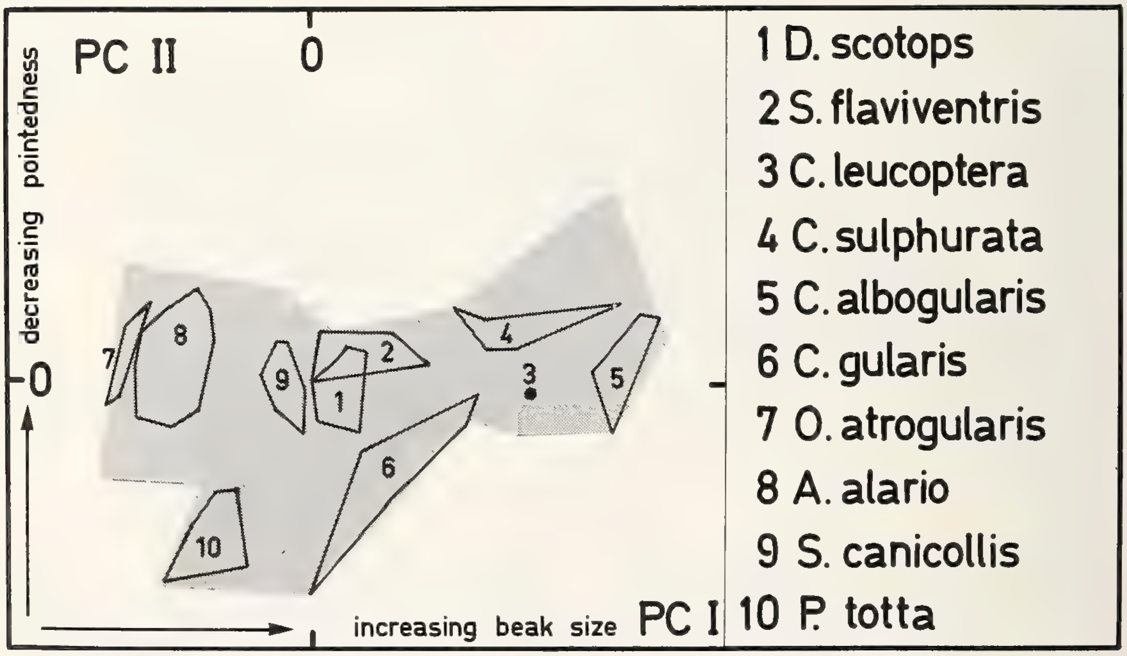


Fig. 8: PCA of 6 bill characters; patterns in 10 (at least partly) sympatric South African canaries.

Also in beak dimensions *O. atrogularis* remains the smallest species, its bill is neither pointed nor blunt. In increasing bill size it is followed by *A. alario*, which has the most similarly shaped bill, by *S. canicollis*, *D. scotops* (overlapping with *S. flaviventris*), *C. sulphurata*, *C. leucoptera* and *C. albogularis*. *P. totta*, of equal size as and similar in overall proportions to *A. alario*, is separated drastically from that species in bill features. A high amount of variation in bill shape is found in *C. gularis*. In size between *D. scotops*, *S. flaviventris* and *C. sulphurata*, it exhibits bill features reaching from the slender bills of *P. totta* to the blunt bills of *D. scotops*. For a better understanding we resume the classification of beak, body and food dimensions in three size classes (Table 6).

Table 6: Classification of body size, bill size and food size in 10 partly sympatric South African canaries; + = large, ± = medium, — = small.

Species	Body size	Bill size	Food size
D. scotops	±	±	±
S. flaviventris	±	±	+
C. leucoptera	+	+	+
C. sulphurata	+	+	+
C. albogularis	+	+	+
C. gularis	+	±	±
O. atrogularis	—	—	—
A. alario	—	—	—
S. canicollis	±	±	—
P. totta	—	—	—

Species of similar size and/or identical bill proportions are either allopatric or overlap only marginally in distributional range. In our study *D. scotops* together with *C. gularis*, and *P. totta* with *A. alario* form two eqally sized pairs. *D. scotops* and *S. flaviventris* are of equal bill shape. Species-pairs of both similar size and bill shape are never formed by sympatric congeners, as far as demonstrated by our sample. We conclude from our analysis that mainly size differentiation enables South African canaries to coexist in the same habitat and sometimes even in the same guild. For equally-sized sympatric species only, beak differentiation seems to be essential for competitional constraints.

Acknowledgements

We want to thank all persons involved in our studies: G. S. Cowles, British Museum, M. Louette, Museé Royal de l'Afrique Centrale, D. S. Peters, Forschungsinstitut Senckenberg, for the loan of skeletal material, R. Hörandl for the preparation and typing of the raw data matrix, S. Conrad for the preparation of tables and figures, E. Kietzmann for translation assistance, B. Leisler and H. E. Wolters for critical comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Wir untersuchten Größen- und Gestaltsmuster von 44 Carduеliden-Arten (208 Individuen), überwiegend afrotropischer Herkunft, mit Hilfe der Hauptkomponentenanalyse. Die Materialgrundlage bildeten jeweils 44 Meßstrecken am Skelett. Bei den 10 untersuchten südafrikanischen Girlitzarten reichen offenbar schon Größenunterschiede aus, um einen Lebensraum gemeinsam bewohnen zu können. Sympatrische Arten annähernd gleicher Allgemeingröße zeigen starke

Unterschiede in der Schnabelgestalt. Durch Merkmalskontrastierung weisen die Hauptkomponenten verschiedene Funktionskreise aus:

1. Der Flugapparat besteht aus Elementen des Schultergürtels und der Vorderextremitäten. Er ist sowohl dem Funktionskreis Nahrungserwerb als auch dem Funktionskreis Laufen gegenübergestellt, die sich aus Merkmalen von Kopf-, Beckenregion und Beinmaßen zusammensetzen.
2. Der Flugapparat seinerseits ist wiederum in zwei Funktionskreise unterteilt. Vorderarmknochen bilden das Manövriersystem, Elemente des Brustkorbes das Antriebssystem.
3. Im Funktionskreis Fortbewegung sind Fliegen und Laufen voneinander entkoppelt.
4. Von den Schnabelmerkmalen sind Längenmaße den Höhen- und Breitenmaßen opponiert. Die Hauptkomponenten weisen auf gegenläufige Entwicklung von schlanken, spitzen Schnäbeln zu stumpfen, kegelförmigen Schnäbeln hin.

Literature

Abbott, I. (1977): The Role of Competition in Determining Morphological Differences between Victorian and Tasmanian Passerine Birds. — Aust. J. Zool. 25: 429—447.

—, L. K. Abbott & P. R. Grant (1975): Seed Selection and Handling Ability of Four species of Darwin's Finches. — Condor 77: 332—335.

Bock, W. J. (1966): An Approach to the Functional Analysis of Bill Shape. — Auk 83: 10—51.

— (1978): Tongue Morphology and Affinities of the Hawaiian Honeycreeper *Melamprosops phaeosoma*. — Ibis 120: 467—479.

Bowman, R. I. (1961): Morphological Differentiation and Adaptation in the Galapagos Finches. — Univ. Calif. Publ. Zool. 58: 1—302.

Brown, W. L. & E. O. Wilson (1956): Character Displacement. — Syst. Zool. 5: 49—64.

Burton, P. J. (1984): Anatomy and Evolution of the Feeding Apparatus in the Avian Orders Coraciiformes and Piciformes. — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. 47: 331—443.

Case, J. T., J. Faaborg & R. Sidell (1983): The Role of Body Size in the Assembly of West Indian Bird Communities. — Evolution 37: 1062—1074.

Claßen, H. (1983): Vergleichende Untersuchungen an Schädeln von Girlitzen (Gattung *Serinus*). — Staatsexamensarbeit Univ. Bonn.

Elzen, R. van den (1985): Systematics and Evolution of African Canaries and Seedeaters (Aves: Carduelidae). — Proc. Intern. Symp. African Vertebr., Bonn: 435—451.

Grant, P. (1986): Ecology and Evolution of Darwin's Finches. — Princeton University Press.

Hall, B. P. & R. Moreau (1970): An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. — London.

James, F. C. (1982): The Ecological Morphology of Birds: A Review. — Ann. Zool. Fennici 19: 265—275.

Jolicoeur, P. & J. E. Mosimann (1960): Size and Shape Variation in the Painted Turtle. A Principal Component Analysis. — Growth 24: 339—354.

Kear, J. (1962): Food Selection in Finches with Special Reference to Interspecific Differences. — Proc. Zool. Soc. London 138: 163—204.

Leisler, B. (1972): Artmerkmale am Fuß adulter Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) und ihre Funktion. — J. Orn. 113: 366—373.

— (1977): Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. — Vogelwarte 29: 136—153.

— (1980): Morphologie und Habitatnutzung europäischer *Acrocephalus*-Arten. — Proc. 17th Intern. Orn. Congr. Berlin: 1031—1037.

— (1980a): Morphological Aspects of Ecological Specialization in Bird Genera. — Ökol. Vögel 2: 199—220.

Milewsky, A. V. (1978): Diet of *Serinus* Species in the Southwestern Cape, with special Reference to the Protea Seedeater. — Ostrich 49: 174—184.

Morrison, D. F. (1976): Multivariate Statistical Methods. — McGrawhill Kogakusha, Tokio.

Mosimann, J. E. & F. C. James (1979): New Statistical Methods for Allometry with Application to Florida Red-Winged Blackbirds. — Evolution 33: 444—459.

Newton, I. (1967): The Adaptive Radiation and Feeding Ecology of Some British Finches. — Ibis 109: 33—98.

— (1972): Finches. — Collins, London.

Niemi, G. (1985): Patterns of Morphological Evolution in Bird Genera of New World Peatlands. — Ecology 66: 1215—1228.

Nicolai, J. (1960): Verhaltensstudien an einigen afrikanischen und paläarktischen Girlitzen. — Zool. Jb. 87: 317—362.

Richards, L. P. & W. J. Bock (1973): Functional Anatomy and Adaptive Evolution of the Feeding Apparatus in the Hawaiian Honeycreepers Genus *Loxops* (Drepanididae). — Orn. Monogr. 15.

Schnell, G. (1970): A Phenetic Study of the Suborder Lari (Aves). 1. Methods and Results of Principal Components Analyses. — Syst. Zool. 19: 35—57.

— (1970a): A Phenetic Study of the Suborder Lari (Aves). 2. Phenograms, Discussion and Conclusions. — Syst. Zool. 19: 264—302.

Schoener, T. W. (1965): The Evolution of Bill Size Differences among Sympatric Congeneric Species of Birds. — Evolution 19: 189—213.

Schluter, D. & P. Grant (1984): Ecological Correlates of Morphological Evolution in a Darwin's Finch, *Geospiza difficilis*. — Evolution 38: 856—869.

Sibley, Ch. & J. E. Ahlquist (1982): The Relationships of the Hawaiian Honeycreepers (Drepaninini) as Indicated by DNA — DNA Hybridization. — Auk 99: 130—140.

Skead, C. J. (1960): The Canaries, Seedeaters and Buntings of Southern Africa. — Trustees S. A. Bird Book Fund.

Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal (1973): Numerical Taxonomy. — Freeman, San Francisco.

Somers, K. M. (1986): Multivariate Allometry and Removal of Size with Principal Components Analysis. — Syst. Zool. 35: 359—368.

Wickens, G. E. (1976): The Flora of Jebbel Marra and its Geographical Affinities. — Kew Bull. Add. Ser. 5, London.

Wiens, J. A. & J. T. Rotenberry (1980): Patterns of Morphology and Ecology in Grassland and Shrubsteppe Bird Populations. — Ecol. Monogr. 50: 287—308.

Wiley, E. O. (1981): Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. — Wiley-Interscience, New York.

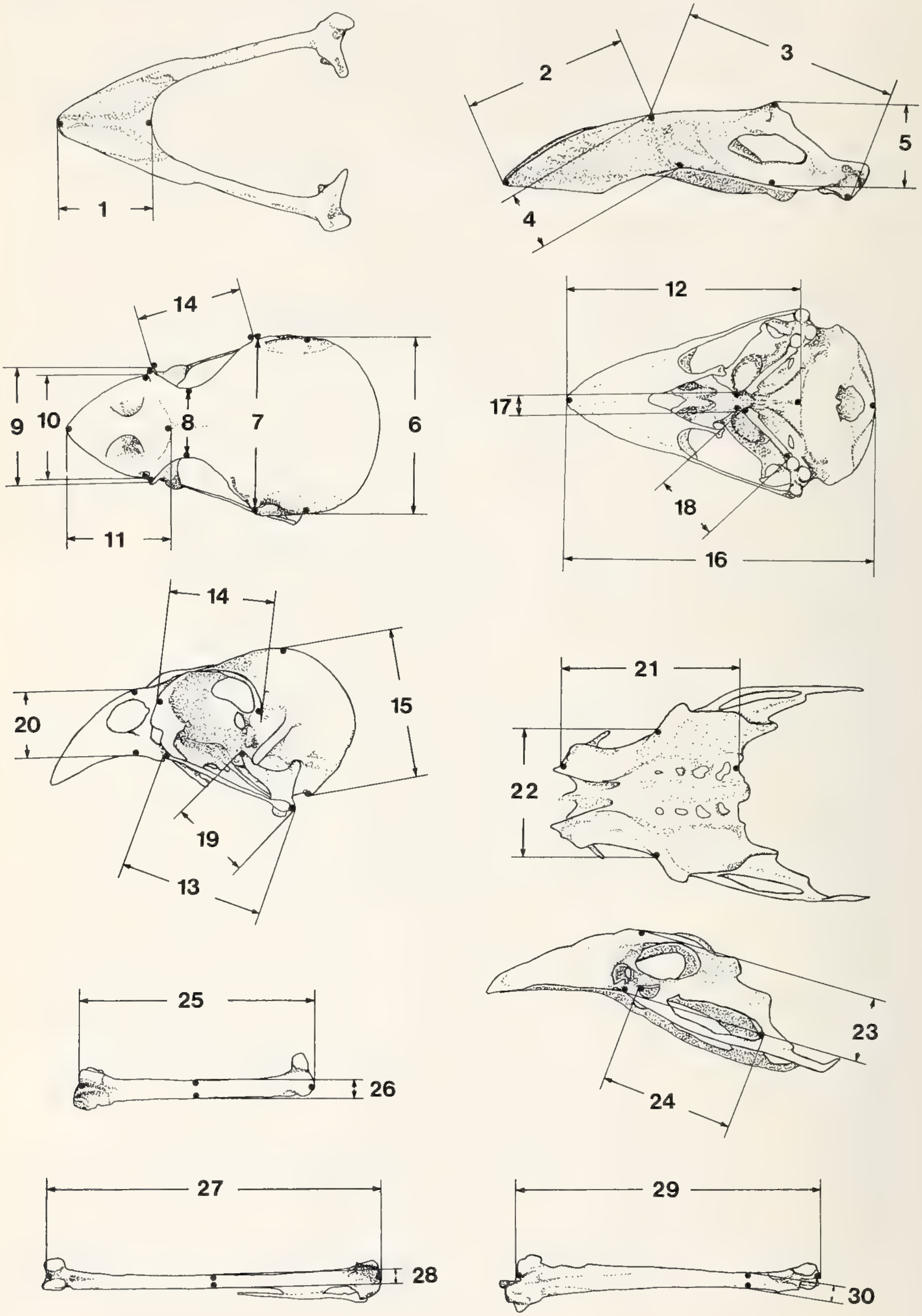
Winterbottom, J. M. (1973): Note on the Ecology of *Serinus* spp. in the Western Cape. — Ostrich 44: 31—34.

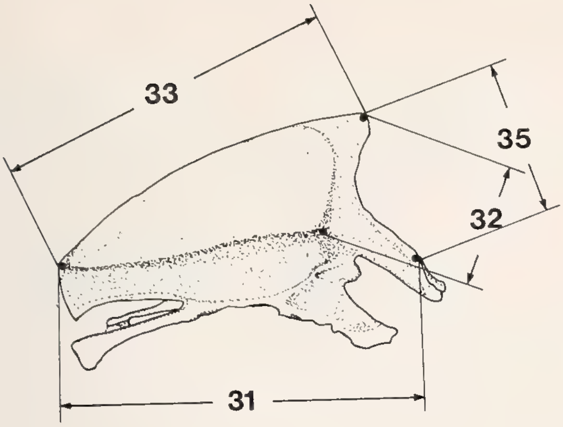
Wolters, H.-E. (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Parey, Hamburg.

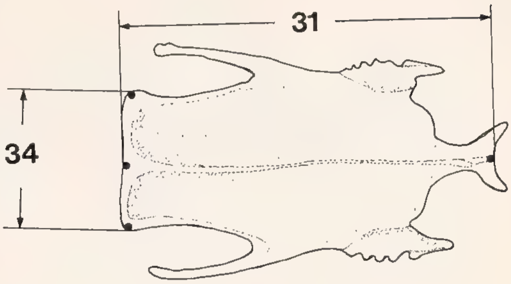
Ziswiler, V. (1965): Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines. — J. Orn. 106: 1—48.

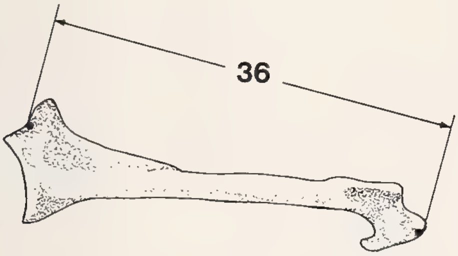
R. van den Elzen, H. Classen, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn; H. Nemeschkal, Zoologisches Institut der Universität, Althanstraße 14, A-1090 Wien.

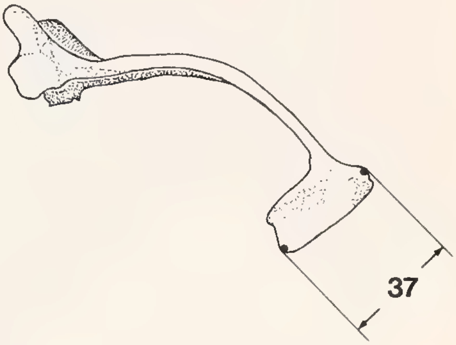
Appendix. Definitions of the 44 skeletal measurements used in this study.

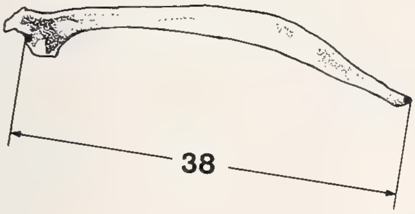

1
2
3
4
5
14
9
10
8
7
6
11
12
17
18
16
14
20
15
19
13
21
22
25
26
23
24
27
28
29
30

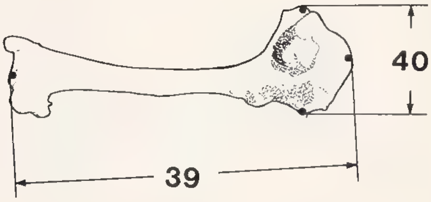


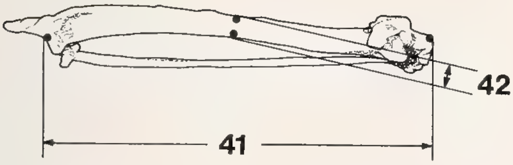

31
34

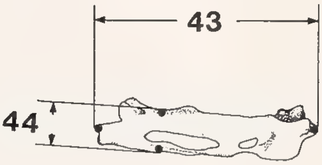

36


37


38


40
39


42
41


43
44

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 241—263	Bonn, Oktober 1987

Zur Herpetofaunistik Kameruns (III)[1] mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae)

Wolfgang Böhme & Bert Schneider

Abstract. A recent herpetological collection in Cameroon yielded some 28 anuran, 16 lizard and 10 snake species. The species are listed and commented on under faunistical, taxonomical, ecological and zoogeographical aspects. Notes and corrections as to 7 other species listed in previous surveys are included. Specimens of *Agama sankaranica*, *Mabuya buettneri*, *Panaspis aloysiisabaudiae* and *Lycophidion irroratum* are first records from Cameroon. Noteworthy species are also *Bufo villiersi*, *Adolfus africanus* and *Prosymna ambigua*. The two last named are first records from the Adamaoua highlands, as are *Holaspis guentheri*, *Hylarana albolabris* and *Cardioglossa gratiosa*. The Adamaoua population of *C. gratiosa* is described as a new subspecies *C. g. peternageli*.

Key words. Amphibia, Reptilia, Central Africa, Cameroon, faunistics, taxonomy, ecology, zoogeography.

Einleitung

Noch immer stellt Kamerun ein herpetofaunistisch unzureichend erfaßtes Gebiet dar, wie die hier aufgeführten und diskutierten Nachweise von Amphibien und Reptilien erneut belegen. Ziel dieser Arbeit ist daher, inzwischen neu eruierte Daten zur Herpetologie Kameruns zugänglich zu machen, um so die Grundlagen für eine „Herpetofauna Camerunensis" einerseits und für taxonomische Revisionen und zoogeographische Interpretationen andererseits zu verbreitern (vgl. hierzu Böhme 1975: 2, Joger 1981: 298).

Den Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bilden die Aufsammlungen von E. Dister, W. Flacke, C. Horras, R. Klein, M. Konzmann, P. Nagel, P. Müller und R. Summkeller, die in den Jahren 1969—1982 im Rahmen des Projektes „Ökologische Kontrolle von Tsetsefliegen-Bekämpfungsmaßnahmen" jeweils für mehrere Monate an verschiedenen Stellen des Adamaoua-Plateaus Untersuchungen durchführten (vgl. Müller et al. 1980, 1981). Ergänzend berücksichtigen wir Exemplare, die danach (Februar/März 1984) noch von C. Kunze und P. Nagel gesammelt wurden, sowie eine kleine Ausbeute, die durch V. Ennenbach ins Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK) gelangt ist. Weitere Exemplare früherer Reisen und Arbeiten finden hier Eingang, wenn sich eine erneute Kommentierung als notwendig oder nützlich erweist.

Das Belegmaterial befindet sich in der Biogeographischen Sammlung des Geographischen Instituts der Universität Saarbrücken, der Kollektion Schneider, Pirmasens, und im Museum Koenig, Bonn. Im letzteren Falle werden die Inventar-(ZFMK-)Nummern mit angeführt. Lediglich bei den Fundorten Minim und Tignère (vgl. Nr. 1 und 3 der folgenden Auflistung sowie auf Abb. 1) wurden mehrmonatige Aufsammlungen für qualitative und quantitative Untersuchungen vorgenommen. Die Mehrzahl der Reptilien wurde während regelmäßiger Fanggänge im

---

[1] Teil I: W. Böhme 1975, Bonn. zool. Beitr. 26: 2—48; Teil II: U. Joger 1982, Bonn. zool. Beitr. 33: 313—342.

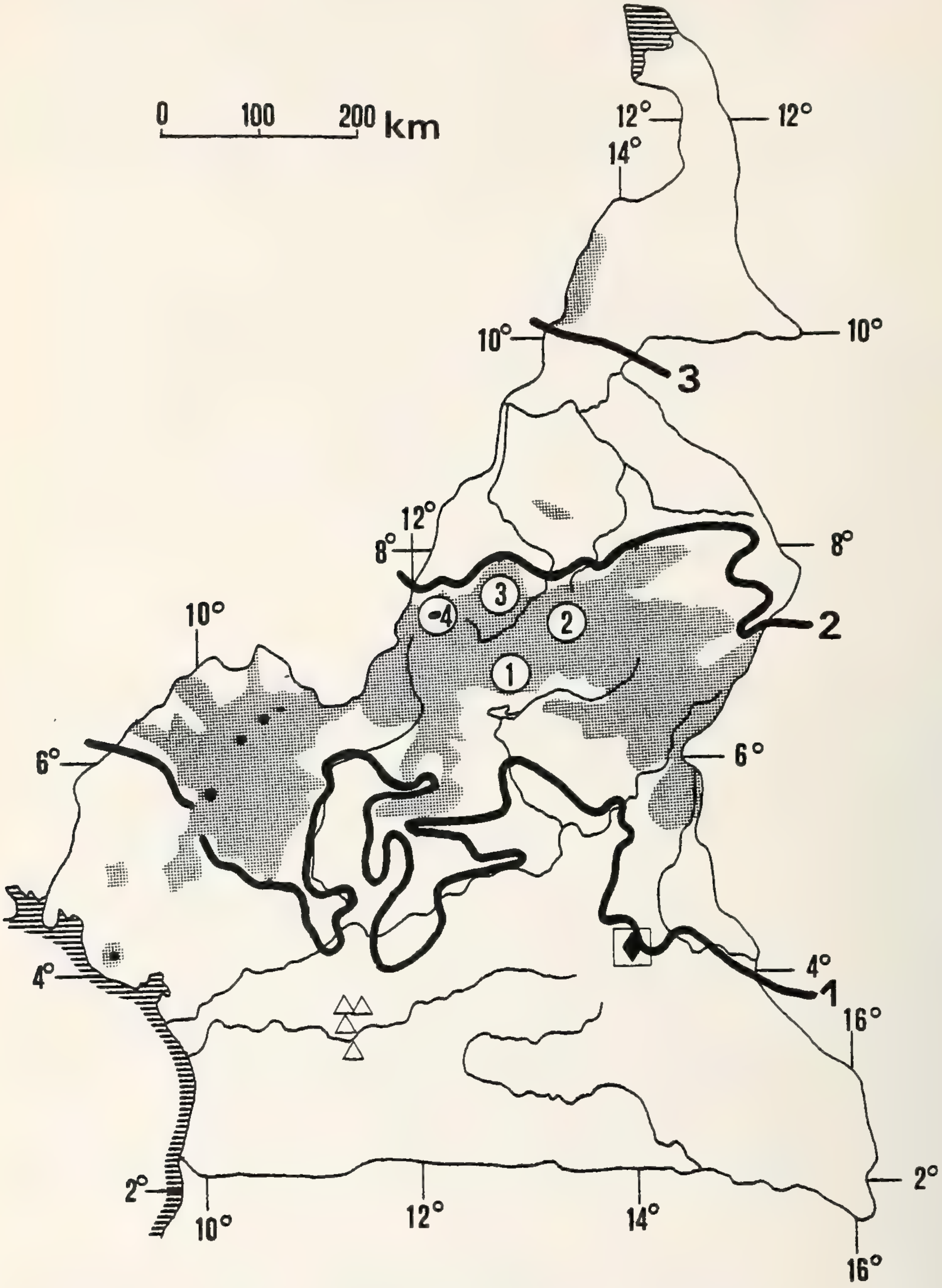


Abb. 1: Die wichtigsten hier behandelten Fundorte von Amphibien und Reptilien in Kamerun. Punktiert: Höhenlagen über 900 m NN; schwarz: Höhenlagen über 2100 m; Kreise mit Zahl (vgl. Text): Hauptfundorte der hier behandelten Arten; Dreiecke: bisher bekannte Fundorte von *Cardioglossa gratiosa*; Quadrat mit Raute: Bisher bekanntes Fundgebiet von *Prosymna ambigua*; 1- Nordgrenze des Tieflandregenwaldes, 2- Nordgrenze der Guinea- oder Feuchtsavanne, 3- Nordgrenze der Sudan- oder Trockensavanne. Verändert und ergänzt nach Letouzey (1968) und Nagel (1982). Zeichn.: B. Schneider.

Untersuchungsgebiet gesammelt. Bei den Fundorten 2 und 4 der folgenden Liste (Abb. 1) handelt es sich um nur kurz und sporadisch aufgesuchte Lokalitäten, die daher lediglich Zufallsfänge erbrachten. Ähnliches gilt für die Fundpunkte der Aufsammlung Ennenbach, die sämtlich an der Route der Forschungsreise W. Böhme 1973/74 liegen und daher in der entsprechenden Auswertung bereits charakterisiert worden sind (Böhme 1975). Es werden daher nur die vier aus dem Tsetse-Projekt relevanten Lokalitäten besprochen:

1. ca. 20 km südlich von Minim (6.49 N, 12.50 E) in etwa 1200 m Höhe. Südliche Feucht-(= Guinea-)Savanne. Wegen der starken anthropogenen Überformung wurde die wohl ursprünglich dichtere Bewaldung durch eine lockere Baumsavanne abgelöst, die von scharf begrenzten Galeriewäldern durchzogen wird (Abb.2).
2. Unter dieser Nummer werden von uns drei verschiedene, aber nah beieinanderliegende Lokalitäten zusammengefaßt: Ngaoundéré (7.20 N, 13.35 E) Mayo Rô (7.26 N, 13.22 E) und Hang Loa (7.26 N, 13.26 E). Feuchtsavanne und Galeriewald sind an allen drei Stellen stark degradiert und vielfach in Weidefläche umgewandelt.
3. ca. 30 km nordöstlich Tignère (7.34 N, 12.50 E) in etwa 1000 m Höhe. Das Gebiet gehört zur nördlichen Guineasavanne. Geringer anthropogener Einfluß ermöglicht die Erhaltung einer dicht bewaldeten, trockenen Savanne, die auch hier von Galeriewäldern durchschnitten wird.
4. Tchabal Mbabo (6.47 N, 11.50 E). Gesammelt wurde nur beim Aufstieg auf dieses ca. 2500 m hohe Gebirgsmassiv, in etwa 2100 m Höhe, im Bereich der montanen Grassavanne. Von Süden her gesehen wirkt der Gebirgsblock völlig unbewaldet (Abb. 3), doch finden sich im Bereich der Nordhänge inselartige Montanwaldreste, die hier erstmals photographisch dokumentiert sind (Abb. 4 und 5), mit der für den montanen Nebelwald typischen Vegetation (flechtenbehangene Bäume: Abb. 6). Leider wurden in diesen faunistisch und zoogeographisch höchst interessanten Montanwaldresten, deren topographische Lage auf Abb. 7 festgehalten ist, keine Aufsammlungen getätigt. Dies ist umso bedauerlicher, als von Böhme & Klaver (1981) aufgrund

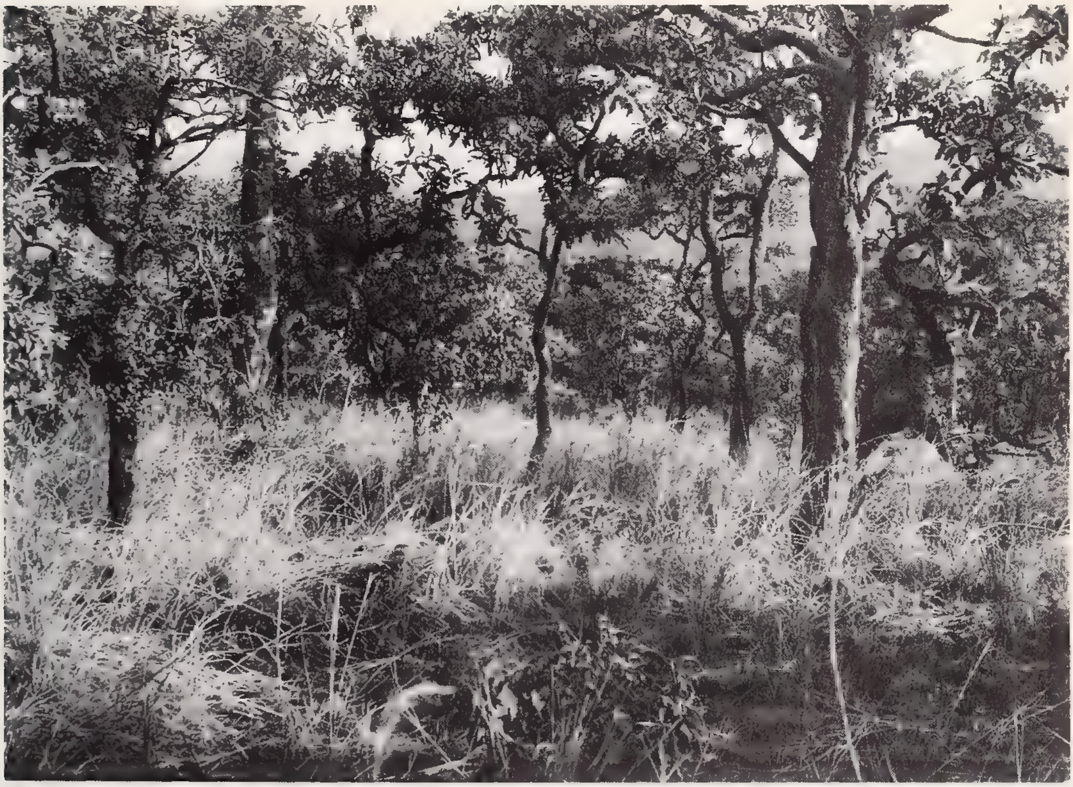


Abb. 2: Trockenwald südlich Minim (6.49 N, 12.50 E). Im Vordergrund verbranntes Terrain, im Hintergrund die Baumarten *Daniellia oliveri* und *Cephyra lanceolata*. Aufn.: P. Müller.

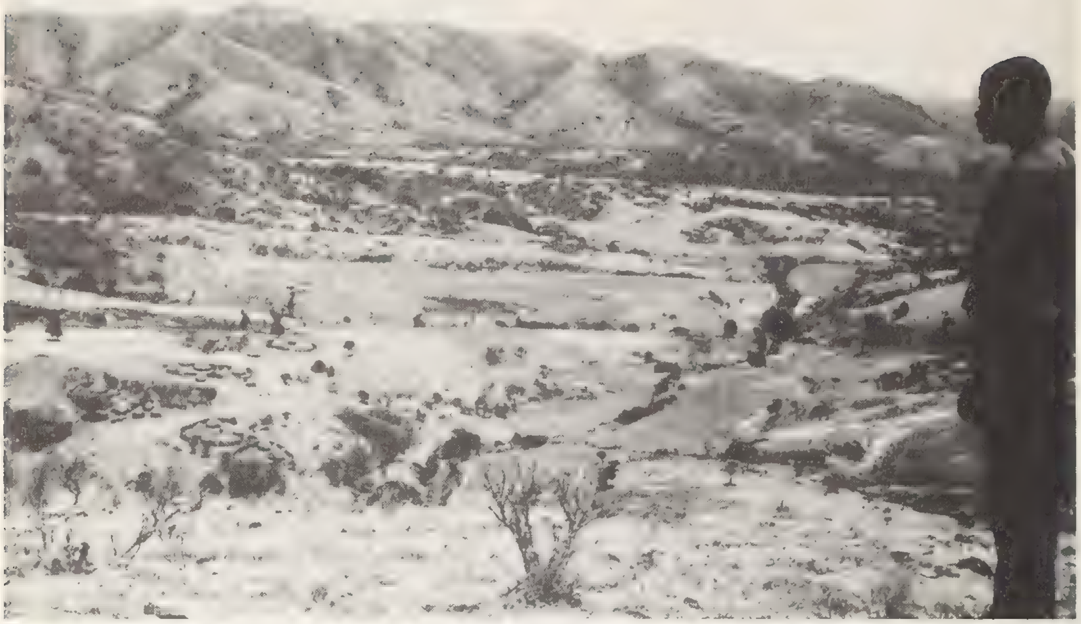


Abb. 3: Erodierte Südhänge des Tchabal-Mbabo-Gebirges (6.47 N, 11.50 E). Aufn. P. Nagel.

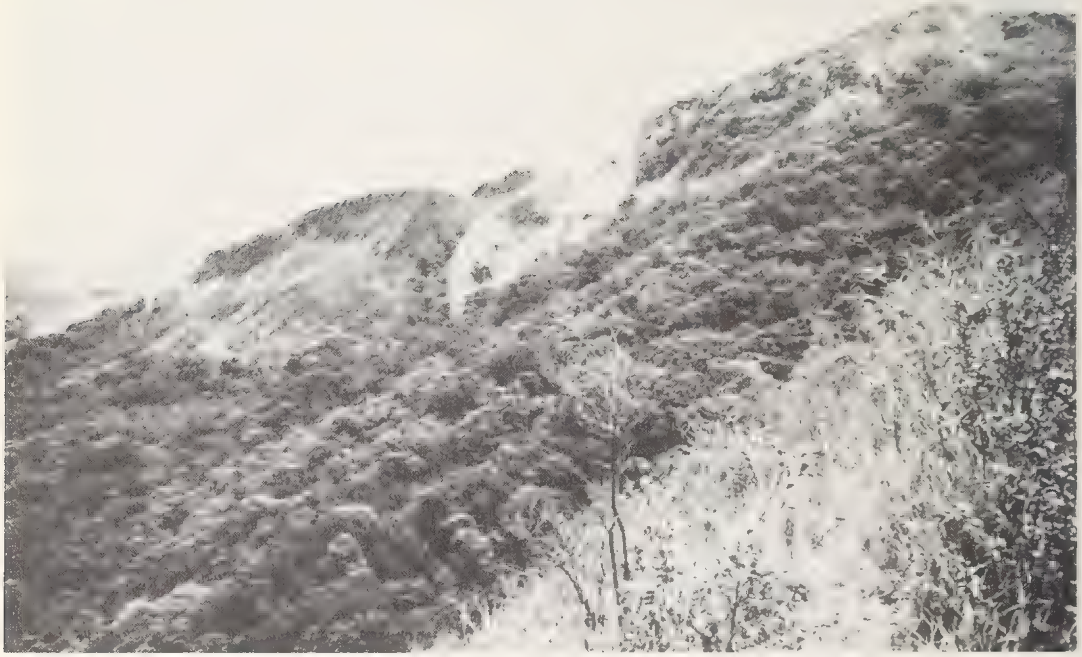


Abb. 4: Mit primärem Montanwald bedeckter Nordhang im Tchabal-Mbabo-Gebirge. Aufn. P. Nagel.

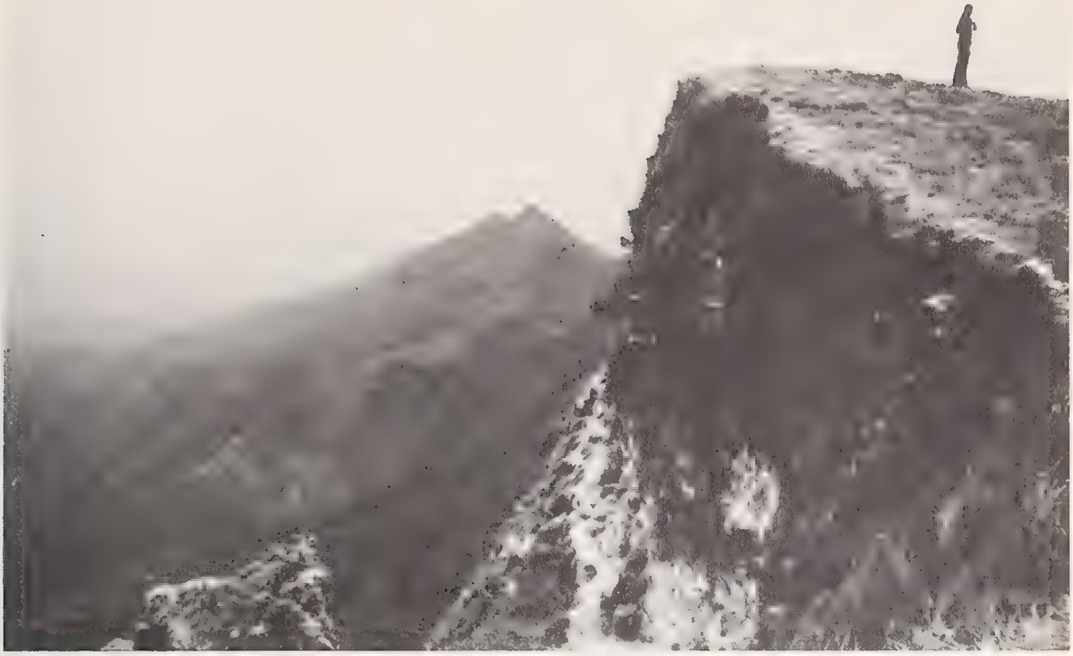


Abb. 5: Nordexponierte Steilhänge im Tchabal-Mbabo-Massiv mit Montanwaldrelikten. Aufn. P. Nagel.

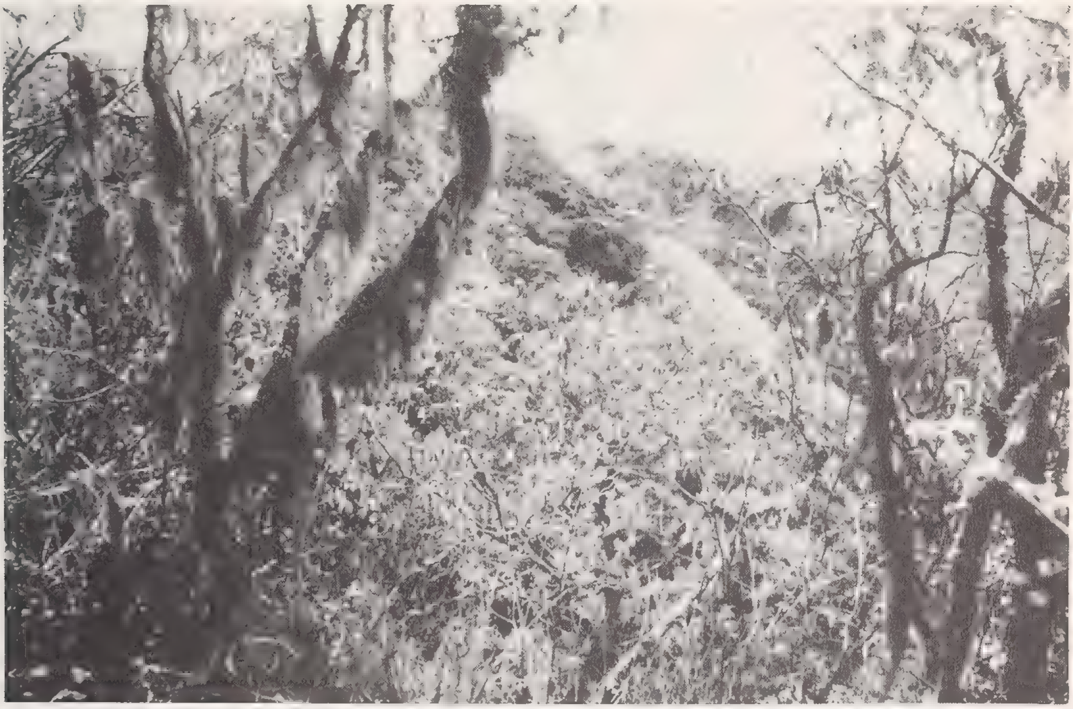


Abb. 6: Flechten- und epiphytenbewachsene Bäume in einem Montanwaldrest des Tchabal-Mbabo-Gebirges. Potentieller Biotop einer noch weitgehend unbekannten, endemischen montanen Herpetofauna. Aufn. P. Nagel.

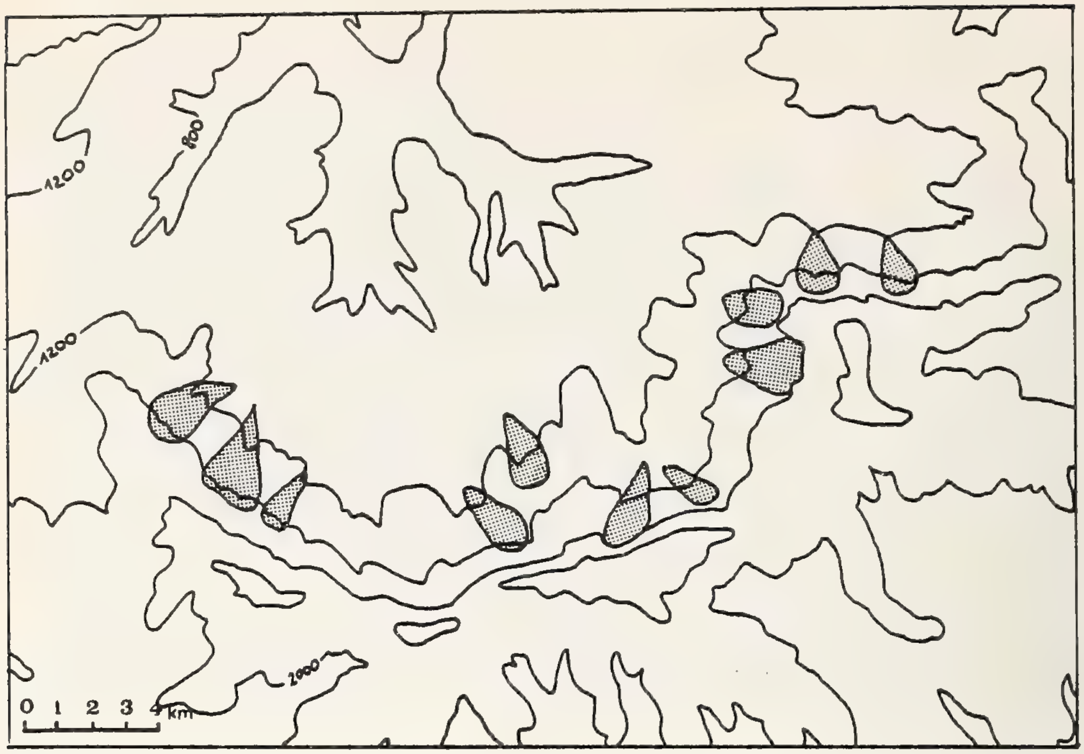


Abb. 7: Vereinfachte kartographische Darstellung des Tchabal-Mbabo-Gebirges mit seinen Montanwaldrelikten (punktiert). Vereinfacht nach „Carte provisoire de l'afrique Centrale, Tignère. République fédérale du Cameroun, Feuille NB-33-XIX, 1955, 1 : 200.000". Zeichn. B. Schneider.

der rekonstruierten ehemaligen Montanwaldverbreitung die Existenz eines noch unentdeckten Chamäleons aus der *C. quadricornis*-Verwandtschaft für dieses Gebiet postuliert worden ist. Diese Überlegungen gelten natürlich auch für endemische Montanformen aus anderen Wirbeltiergruppen, und erste Kenntnisse über die montane Froschfauna des Tchabal Mbabo (vgl. Amiet 1977: 197, 1978: 3, 6, 8 sowie den Abschnitt über *Astylosternus rheophilus*) bestätigen sie. Immerhin sind die hier gezeigten Photos, die die Existenz echten Montanwaldes belegen (Abb. 4—6), die erste und wichtigste Prämisse zur Verifizierung der oben erwähnten Hypothesen zu einer endemischen Montanwaldfauna dieses vorgeschobenen Gebirgsmassivs Westadamaouas.

Ergebnisse

Das vorliegende Tiermaterial soll im folgenden aufgelistet und kommentiert werden. Die Auflistung der Familien folgt bei den Anuren der Konzeption von Frost (1985), jedoch der Anreihung von Dowling & Duellmann (1978), bei den Reptilien ebenfalls dem System von Dowling & Duellmann (l. c.). Die nicht zur hier vorgestellten Aufsammlung gehörenden, sondern aus aktuellem Anlaß erneut diskutierten Arten früherer Reisen und Arbeiten sind mit einem Asterisk (*) gekennzeichnet.

Pipidae

* *Xenopus amieti* Kobel, Pasquier, Fischberg & Gloor, 1980

Die von Eisentraut gesammelten und von Mertens (1968: 80) als *X. tropicalis* bestimmten Krallenfrösche ZFMK 9444—450 (weitere 5 Ex. heute im Senckenberg-Museum Frankfurt: SMF) gehören zu *X. amieti*, einem tetraploiden Vertreter der *X. fraseri*-

Gruppe. Diese Art ist nach Kobel & al. (1980: 920, 922) außer von ihrer Terra typica Manengouba-Massiv (2000 m) auch von Galim (1100 m), Mbouda (1400 m), vom Oku-See (2200 m), von Manengolé (600—700 m) und Bangwa (1400—1500 m) bekannt, alles Fundorte im Bereich des westlichen Adamaoua-Hochlandes. Ihr sind auch die von Joger (1982: 316) gesammelten und ebenfalls als *X. tropicalis* publizierten Belege (ZFMK 19464—465) vom Mfi-Fluß südlich Magba (ebenfalls Westadamaoua) zuzuordnen. Gemeinsam ist diesen ZFMK-Belegen vom Mfi-Fluß und vom Manengouba-See, daß sie sich mit Körperlängen zwischen 20 und 23 mm noch in der Metamorphose befinden (Sammeldaten 2. XII. 1976 bzw. 20. XII. 1966—5. I. 1967). Diese bedeutende Metamorphosegröße und das Vorkommen in höheren Lagen ließen schon früher explizit vermuten (Böhme 1978: 368), daß die Manengouba-Krallenfrösche eine eigene Art seien. Unabhängig davon hielt Amiet (1978: 2) den artlichen Status der *Xenopus*-Population der Westkameruner Kraterseen für offen. Leider nahmen Kobel et al. (1980) die Angaben von Mertens (1968) und Böhme (1978) nicht zur Kenntnis.

Xenopus laevis Daudin, 1803 — 3 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984.

Die im Bereich der Kameruner Sudan- und Guineasavanne lebende *X. laevis*-Population wurde von Perret (1966: 301) als eigene Unterart *sudanensis* beschrieben. Diese Zuordnung hat sich allgemein durchgesetzt (z. B. Kobel et al. 1980, Kobel 1981, Joger 1982, Reumer 1985), obwohl außer den morphologischen Unterschieden auch eine beträchtliche geographische Disjunktion von der Zentralafrikanischen Republik (Koumbala: ZFMK-Beleg) bis nach Uganda (vgl. Meerman 1983, Kobel 1981: 120, fig. 1) durchaus auch für spezifische Eigenständigkeit sprächen.

Bufonidae

Bufo djohongensis Hulselmans, 1977 — 14 Ex. (4 ♂, 10 ♀), Minim; 1 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984.

Alle Exemplare wurden im Savannenbereich gefangen. Die ursprünglich als Unterart von *B. funereus* beschriebene Form wurde von Joger (1982: 318) als eigene, offenbar für das Adamaoua-Hochland endemische Art bewertet, worauf als Möglichkeit bereits Amiet (1978: 3) hingewiesen hatte.

Bufo villiersi Angel, 1940 — 1 Ex. (♀), Akum bei Bamenda (ZFMK 41519), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Der in dieselbe Artengruppe (afrikanische *Bufo* ohne Tarsalfalte) wie die vorige Art gehörende *B. villiersi* wurde die ersten 3 Jahrzehnte nach seiner Entdeckung meist als Synonym von *B. regularis* oder *B. maculatus* gedeutet (vgl. Perret 1971). Erst Perret (l. c.) demonstrierte anhand erstmaliger Wiederfunde seit der Originalbeschreibung, daß *villiersi* nicht nur eine gute Art ist, sondern daß ihre Verwandtschaftsbeziehungen zur *B. funereus*-Gruppe weisen. Unser Exemplar, ein 70 mm großes ♀, entspricht der Redefinition durch Perret (l. c.) und dokumentiert außer dem Typusfundort Djuttitsa (Bambouto-Berge) und dem 40 km Luftlinie entfernten Zweitfund Col de Batié einen weiteren Fundort dieser seltenen Kröte, die sonst nur noch von Amiet (1973: 135 f.) an drei weiteren Stellen (Manengouba, Mambila und Ribao) gefunden wurde.

Bufo maculatus Hallowell, 1856 — 13 Ex. (7 ♂, 4 ♀, 2 juv.), Minim und Tignère; 3 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984; 7 Ex., Akum bei Bamenda (ZFMK 41520—526), 3 Ex., Limbe (früher Victoria: ZFMK 41527—529), 1 Ex., Douala (ZFMK 41530), 2 Ex., Kumba (ZFMK 41531—532), alle ZFMK-Belege leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Alle Exemplare stammen aus Savannen- und Galeriewaldbereichen.

Bufo regularis Reuss, 1834 — 3 Ex., Bafout (ZFMK 41536—538), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Eines der Tiere (ZFMK 41536) fällt durch eine stark verdunkelte, fast schwarze Grundfärbung und durch sehr dicht stehende weiße Flecken auf.

* *Werneria mertensi* (Amiet, 1972)

Die von uns früher publizierten Belege dieser Art (Böhme 1975: 11, Joger 1982: 318) vom Kupe (ZFMK 5832) und von nördlich Kumba (ZFMK 19441—442) sind aus zwei Gründen erneut zu kommentieren, die mit der zweifach durch Amiet (1978: 3) abgeänderten Nomenklatur zusammenhängen.
1. überstellte Amiet (1976: 33) die Zwergkröten der *Bufo preussi*-Gruppe in die revalidierte Gattung *Werneria* Poche, 1903, darunter auch die von ihm selbst (Amiet 1972c) entdeckte und hier relevante Art *B. mertensi*. Dabei übersah er zunächst, daß *Bufo mertensi* Amiet, 1972 durch *Bufo ictericus mertensi* Cochran, 1950 präokkupiert war. Er kreierte daher das Nomen novum *Werneria mertensiana* Amiet, 1976. Dieser Schritt war überflüssig, da der Name *mertensi* bereits das auf die Präokkupierung bezogene Genus gewechselt hatte, denn Art. 59c (Wiederverwendung sekundärer Homonyme) des ICZN besagt, daß ein nach 1960 als sekundäres Homonym verworfener Name als der gültige wieder einzusetzen ist, wenn die beiden fraglichen Taxa der Artgruppe nicht für kongenerisch gehalten werden. Der für das sekundäre Homonym vorgeschlagene Ersatzname (hier: *W. mertensiana*) wird dessen jüngeres objektives Synonym.
2. Aufgrund einer Stichprobe vom Kleinen Kamerunberg (Mt. Etinde) mit *mertensi*-Merkmalen (helle Bauchfleckung) hielt Amiet (1976: 43) eine nur subspezifische Sonderung zwischen *W. preussi* und *W. mertensi* für möglich, wobei „le type de coloration 'preussi' ne caractérise peut-être que la population de Buea". Diese Annahme wandelte er in seiner Liste der kamerunischen Anuren (Amiet 1978: 3) in eine Tatsache um. Leider übersah er dabei, daß bereits Eisentraut (1963: 272) einen echten *preussi* (des „Buea-Typs") von Kupe nachgewiesen hatte, der, nachbestimmt von Böhme (1975: 11), die unvermischte Sympatrie beider Formen am Kupe belegte (Böhme l. c.). Das Übergehen dieses Tatbestandes macht Amiet's (l. c.) Schlußfolgerung nicht plausibler. Eine alternative Hypothese wäre jedenfalls nicht die zweier Unterarten, sondern völliger Identität bzw. Synonymie von *mertensi* mit *preussi*.

Arthroleptidae

**Astylosternus rheophilus* Amiet, 1977

Die beiden von Böhme (1975: 18) gesammelten und als *Astylosternus* sp. bezeichneten Exemplare vom Mt. Lefo (Bafut-Ngemba: ZFMK 15012—013) gehören zu der zwei Jahre später von Amiet (1977) beschriebenen Art, die eine eigene Unterart (*A. r. tcha-*

balensis) im Tchabal-Mbabo-Gebirge hat (Amiet l. c.: 197). Letztere ist neben je einer noch unbeschriebenen *Bufo*- und *Phrynobatrachus*-Art vom Tchabal Mbabo (Amiet 1978: 3, 6) ein weiterer Beleg für den hohen Endemismus-Grad der Montanwaldfauna dieses Gebirges, wie bereits in der Einleitung besprochen und illustriert wurde.

Arthroleptis variabilis Matschie, 1893 — 2 Ex., Akum bei Bamenda (ZFMK 41539—940), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Arthroleptis poecilonotus Peters, 1863 — 1 Ex., Akum bei Bamenda (ZFMK 41535), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Arthroleptis tuberosus Andersson, 1905 — 1 Ex. (juv.), Minim (Savannenbereich).

Arthroleptis spp. — 73 Ex. (juv.) Minim (Galeriewald und Savanne).

Bis auf die drei vorigen artlich identifizierbaren Arten ist alles weitere Material dieser Gattung derzeit nicht näher bestimmbar. Dies liegt nicht nur am juvenilen Status des Materials, sondern vor allem am Fehlen einer neueren, modernen Bearbeitung von *Arthroleptis*. Amiet (1978: 10) listet neben 6 bekannten und benannten Taxa in Kamerun ebenso viele erkannte, aber noch unbenannte auf.

Cardioglossa gratiosa Amiet, 1972 — 5 Ex. Minim.

Amiet (1972a: 221) beschrieb diese *Cardioglossa*-Art von vier Fundorten aus der weiteren Umgebung von Jaunde (l. c.: fig. 12). Seine aus 11 Exemplaren bestehende Typenserie erwies sich als konstant in der Bauch- und als variabel in der Rücken- und Flankenzeichnung, zeigte aber dennoch ein klar reduziertes Muster gegenüber der laut Amiet (l. c.: 225) nächstverwandten Art *C. nigromaculata*. Herrliche Vergleichsphotos lebender Exemplare finden sich bei Amiet (1972b: 15, 16, 19). Wegen der Allopatrie mit der nordwestlich des Sanaga-Flusses verbreiteten *C. nigromaculata* vermutete Amiet (1978: 9), daß beide Arten konspezifische Unterarten seien.

Das Auffinden einer *C. gratiosa*-Population bei Minim, weit nördlich der bisher bekannten Fundorte und ebenfalls deutlich abgesetzt vom *C. nigromaculata*-Areal (vgl. Abb. 1) macht die letztgenannte Hypothese von Amiet (1978) äußerst unwahrscheinlich. Die vergleichende Untersuchung unserer Tiere zeigt vielmehr, daß die Minim-Population sich so deutlich und konstant von der südlichen, eigentlichen *C. gratiosa* abhebt, daß ihr ein eigenes Trinomen gebührt. Wir beschreiben sie hier als:

Cardioglossa gratiosa peternageli ssp. n.

Diagnose: Eine Unterart von *C. gratiosa*, die sich von der Nominatform durch nicht hell gerandete Flankenflecken, eine ungefleckte Rückenmitte, einfarbig graue Kehle, nur undeutlich gefleckte Bauchseite und relativ kürzere Beine unterscheidet. Die hier beigegebene Abbildung (Abb. 8) ist so konzipiert und ausgeführt, daß sie mit den Zeichnungen der Nominatunterart bei Amiet (1972a: fig. 10, 11) direkt verglichen werden kann.

Beschreibung des Holotypus, ZFMK 40805, ♂, Minim (Abb. 8): Kopfrumpflänge 23,5, Femurlänge 9,9, Tibialänge 10,0, Fußlänge 15,0, verlängerter 3. Finger 6,1 mm. Metatarsaltuberkel klein, aber deutlich differenziert. Phalangenspitzen kaum verbreitert. Subartikulartuberkeln deutlich vorspringend. Haut fein chagriniert. Färbung (in Alkohol) oberseits graubraun mit einem schmalen, undeutlichen medianen Vertebralstrich im hinteren Rückenbereich; Rückenmitte ungefleckt (Abb. 8a). An den Seiten je ein großer schwarzer, vom Hinterrand des Auges bis zur Achsel reichender Humeral- und ein ebenfalls großer schwarzer Inguinalfleck. Dazwischen ein kleinerer sowie 3—5 irreguläre Punkte (Abb. 8b). Unterseite grau, Kehlregion einheitlich abgesetzt verdunkelt, Bauch heller, mit unregelmäßigen Flecken (Abb. 8c). Extremitäten hell, die vorderen spärlich und blaß, die hinteren stärker und intensiv schwarzbraun quergebändert. Femora unterseits zeichnungslos.

Bemerkungen zu den Paratypen, 2 ♂ Biogeographische Sammlung Saarbrücken und 1 ♀ Koll. Schneider, 1 ♀ (ZFMK 45943), alle vom selben Fundort: In der Größe (20—22,5 mm Kopfrumpflänge) und in der relativen Beinlänge einheitlich und gut mit dem Holotypus übereinstimmend. Oberseitenfärbung und -zeichnung ebenfalls konstant, speziell hinsichtlich der ungefleckten Rückenmitte. 3 Paratypen haben eine hellere Kehle als der Holotypus, doch ist dies nicht geschlechtskorreliert.

Beziehungen: *Cardioglossa gratiosa peternageli* ssp. n. wird als Unterart von *C. g. gratiosa* bewertet, da die morphologischen Unterschiede zwischen beiden zwar deutlich, aber doch geringer als zwischen Arten innerhalb dieser Gattung üblich sind. Auch die mit einer beträchtlichen geographischen Disjunktion von ca. 500 km Luftlinie verbundene Vikarianz beider Formen einschließlich der damit verbundenen Habitatunterschiede läßt eine subspezifische Sonderung gut begründet erscheinen. Andererseits ergibt sich durch die Neubeschreibung auch eine klare hierarchische Abstufung der Beziehungen zwischen *C. g. gratiosa*, *C. g. peternageli* ssp. n. und der ebenfalls allopatrischen, geographisch dazwischenliegenden *C. nigromaculata*. Diese Art hatte Amiet (1978: 9) in Verdacht, eine mit *gratiosa* konspezifische Vikariante zu sein. Die sich nun ergebende Hierarchie der drei Formen spricht jedoch *C. nigromaculata*, auch unter Würdigung ihrer beträchtlichen morphologischen Unterschiede (vgl. Amiet 1972a, b), klaren Artstatus zu.

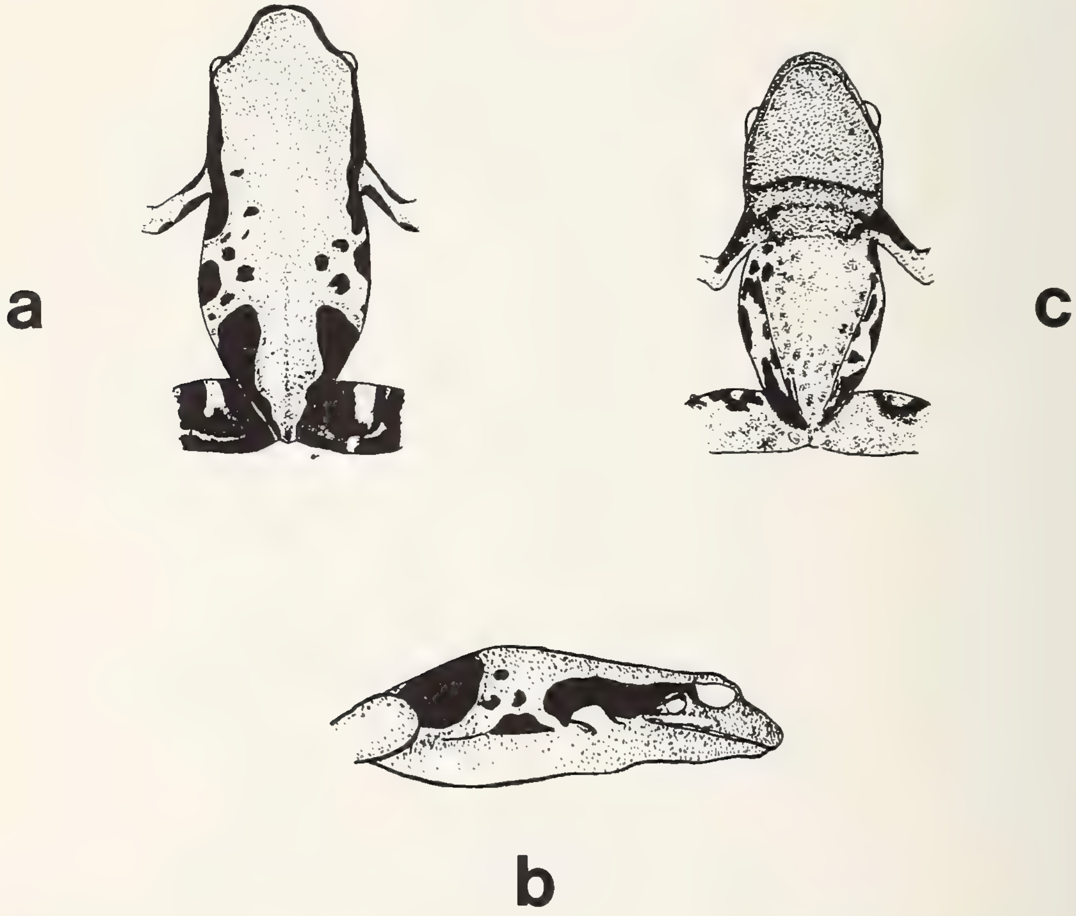


Abb. 8: Dorsal- (a), Lateral- (b) und Ventralansicht (c) des Holotypus (ZFMK 40805) von *Cardioglossa gratiosa peternageli* ssp. n., angepaßt an die Darstellungen bei Amiet (1972a: fig. 10—11). Zeichn. U. Bott.

Ranidae

Phrynobatrachus natalensis (Smith, 1849) — 1 Ex. (juv.), Minim (Galeriewald).

Phrynobatrachus auritus Boulenger, 1900 — 1 Ex., Minim (Galeriewald). Nach Perret (1966: 355) als Unterart von *P. plicatus* aufgefaßt.

Phrynobatrachus werneri (Nieden, 1910) — 1 Ex., Akum bei Bamenda (ZFMK 41541), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Stimmt mit der Beschreibung bei Perret (1966: 360) überein, auch der Fundort fügt sich in den bekannten Rahmen dieser aufs Adamaoua-Gebiet beschränkten Art.

Phrynobatrachus spp. — 25 Ex. (juv.), Minim (Galeriewald).

Die juvenilen bis subadulten Frösche lassen sich aufgrund der Ausbildung ihrer Schwimmhäute und der Zeichnungsmuster auf bis zu 10 verschiedene Phänotypen aufteilen. Amiet (1978: 6) listet außer 11 namhaft gemachten Arten in Kamerun weitere 9 noch unbenannte, aber schon als eigene Arten erkannte Taxa auf. Er vermutet noch weitere unentdeckte Arten in diesem Land. Eine Zuordnung unseres Materials ist daher — ähnlich wie bei *Arthroleptis* — gegenwärtig nicht möglich.

Dicroglossus occipitalis (Günther, 1858) — 2 Ex., Minim (Galeriewald), 2 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. 3. 1984.

Wir halten *D. occipitalis* nicht für kongenerisch mit den holarktischen Fröschen, verwenden also für tropische Raniden die Sammelgattung *Rana* nicht. Desgleichen möchten wir — wie auch Amiet (1978: 4) — auch jetzt nicht den seit Deckert (1938) benutzten Gattungsnamen *Dicroglossus* zugunsten eines erst jüngst ausgegrabenen (Dubois 1975: 1112), aber bis dahin völlig vergessenen Namens unterdrücken.

Hylarana albolabris (Hallowell, 1856) — 1 Ex. (juv.), Minim.

Hylarana longipes Perret, 1960 — 5 Ex., Minim (Savannen- und Galeriewaldbereich).

Ptychadena taenioscelis Laurent, 1954 — 2 Ex. (ad.), Minim (Galeriewald).

Amiet (1978: 5) führt die Art für die Kameruner Fauna zwar auf, zitiert aber zwei Gewährsleute, die sie für identisch mit *P. pumilio* Boulenger, 1920 halten.

Ptychadena maccarthyensis (Andersson, 1937) — 1 Ex., Minim (Galeriewald).

Hyperoliidae

Leptopelis notatus (Buchholz & Peters, 1875) — 2 Ex., Minim (Galeriewald).

Leptopelis viridis (Günther, 1868) — 1 Ex., Minim (Savannenbereich).

Leptopelis nordequatorialis Perret, 1966 — 1 Ex., Tchabal Mbabo.

Dieser einzige uns vom Tchabal Mbabo vorliegende Frosch wurde während des Aufstiegs im Savannenbereich gesammelt und kommt außerdem noch in Foumban und Bangwa (Westadamaoua) vor (Perret 1966: 435). Unser Beleg erweitert das Areal dieser früher (Perret l. c., Amiet 1972d: 71) als Unterart von *L. anchietae* angesehenen, aber heute als eigene Art aufgefaßten (Amiet 1978: 11) Form beträchtlich nach Nordosten.

Kassina senegalensis (Duméril & Bibron, 1841) — 1 Ex., Minim (Savannenbereich).

Amiet (1978: 14) gibt die Existenz von zwei verschiedenen Unterarten in Kamerun bekannt: „ssp. 1" und „ssp. 2", die sich morphologisch und bioakustisch unterscheiden ließen. Wir können hier nur nach seinen Verbreitungsangaben schlußfolgern, daß unser Exemplar zur „ssp. 2" gehören muß: „l'Adamaoua et au Sud de l'Adamaoua".

Hyperolius* cf. *nasutus (Günther, 1864) — 2 Ex., Kumba (ZFMK 415333—534), leg. V. Ennenbach, VII. 1985.

Der Vorbehalt bei der Artbezeichnung bezieht sich auf die Aussage von Amiet (1978: 12), daß in Kamerun noch eine unbeschriebene, oft mit *H. nasutus* verwechselte Art lebt.

Hyperolius nitidulus Peters, 1875 — 1 Ex., Minim (Savannenbereich).

Gehört zu der von Perret (1966: 53) aus Ngaoundéré beschriebenen Unterart *aureus* (vgl. Schiøtz 1971: 53), die uns auch noch aus Banyo, Adamaoua, vorliegt (Böhme 1975: 19).

Hyperolius riggenbachi (Nieden, 1910) — 15 Ex. (8 ♂, 7 ♀), Minim.

Die Serie aus Minim gehört zur Nominatunterart dieses auffällig gezeichneten Riedfrosches, seit Amiet (1973: 156) *H. hieroglyphicus* als Unterart von *riggenbachi* auffaßte. Schiøtz (1967: 249) hatte außer dem bis dahin einzigen bekannten Fundort (Terra typica) einen Nachweis vom Mambila-Plateau aus Nigeria erbracht, Joger (1982: 322) fand *H. r. riggenbachi* in Mayo Darlé, in dessen Nähe (Ribao) auch Amiet (l. c.) erfolgreich war. Das gegenüber diesen Funden im Raume Banyo doch weit östlich liegende Minim erweitert das bekannte Areal beträchtlich.

Hyperolisus balfouri (Werner, 1907) — 1 Ex., Ngaoundéré.

Schiøtz (1975: 13 f) stellte die aus Kamerun beschriebene Savannenform *H. viridistriatus* Monard, 1951 als Unterart zu *H. balfouri*.

Hyperolius spp. — 2 Ex., Minim (Galeriewald und Savannenbereich).

Beide Tiere lassen sich keiner bekannten *Hyperolius*-Art Kameruns sicher zuordnen.

Agamidae

Agama agama (Linnaeus, 1758) — 1 Ex., Ngaoundéré; 1 Ex., 30 km NO Tignère.

Agama doriae Boulenger, 1885 — 3 Ex., Minim (Savanne und Galeriewald).

Die von Monard (1951: 131) als *A. agama benueensis* beschriebenen zentral- und westafrikanischen Populationen dieser Agame stellen die westliche Unterart von *A. doriae* dar (Moody & Böhme 1984). Die Bearbeitung allen Museumsmaterials hatte gezeigt, daß in Kamerun und Nigeria der Verbreitungsschwerpunkt in der Sudansavanne und im Sahel liegt; nur ein Fundpunkt war für die Guineasavanne belegt: Martap westl. Ngaoundéré auf dem Adamaoua-Plateau (vgl. Böhme 1975: 25 f, Abb. 7 sowie Moody & Böhme l. c.: 112, Abb. 2). Der Fundort Minim ist der zweite für Adamaoua. Die drei Exemplare von dort wurden in Sympatrie mit *A. paragama* angetroffen (vgl. unten).

Agama paragama Grandison, 1968 — 1 Ex., Minim.

Diese Zwillingsart von *A. agama* fand Böhme (1975: 28) in einer von den Sudan/Sahel-Populationen abweichenden Form in Boki in der südlichen Sudansavanne. Weiteres Material aus dem Benoué-Nationalpark führte Joger (1982: 328) zu der Einsicht, daß diese südliche *paragama*-ähnliche Form mit der von MacDonald (1981) aus Ghana beschriebenen *A. sylvanus* identisch sei. Derzeit scheint es am wirklichkeitsnächsten, die südlichen vikariierenden Populationen als *A. paragama sylvanus* zu bezeichnen. Das Belegstück von Minim ist das erste aus dem Bereich der Kameruner Guineasavanne (Adamaoua), während *A. p. sylvanus* in Ghana sogar noch das „forest-savanna-mosaic" (MacDonald l. c.) bewohnt.

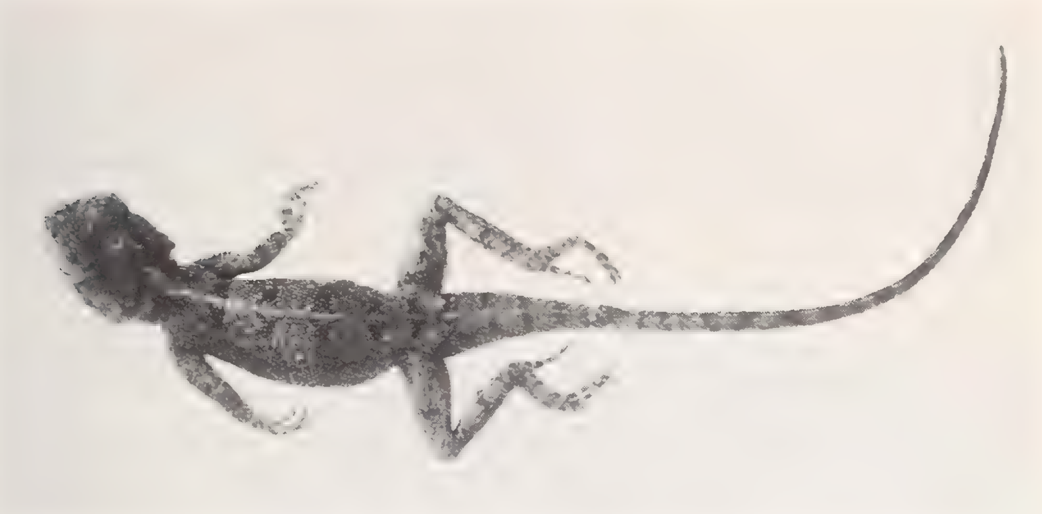


Abb. 9: Der Kameruner Erstbeleg von *Agama* cf. *sankaranica* von Minim. Aufn. E. Schmitz.

Agama* cf. *sankaranica Chabanaud, 1918 — 1 Ex., Minim.

Die Merkmalskombination 'homogene Dorsalbeschuppung und gekielte Ventralia' veranlassen uns, das Exemplar (Abb. 9) zu *A. sankaranica* zu stellen. Allerdings weicht es durch erhöhte Werte der Rumpfschuppen von den bei Grandison (1968: 87) gegebenen Zahlen für westafrikanische Stichproben ab: 82 gegenüber 64—78 in einer Querreihe um die Körpermitte, 49 statt 32—46 entlang der Vertebrallinie. Weiteres Material müßte zeigen, ob diese Unterschiede geeignet sind, eine Adamaoua-Gruppierung von den weiter westlich lebenden *A. sankaranica*-Populationen abzugrenzen. Sie ist hiermit erstmals für Kamerun nachgewiesen. Die nächsten nigerianischen Fundorte liegen im Bereich des Jos-Plateaus, sind also keineswegs grenznah zu Kamerun (vgl. Grandison l. c., Joger 1979: Abb. 12).

Chamaeleonidae

Chamaeleo gracilis Hallowell, 1842 — 3 Ex., Minim, 3 Ex., Ngaoundéré, 1 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984, sowie *1 Ex. (♀), Martap (ZFMK 15282), leg. Böhme & Hartwig, 27. II. 1974.

Das aus Martap stammende ♀ wird hier erwähnt, um seine Determination zu korrigieren. Bei Böhme (1975: 30) wurde es unter *C. senegalensis* geführt.

Chamaeleo laevigatus Gray, 1863 — 2 Ex. (subad.), Minim.

Chamaeleo montium Buchholz, 1874 — 2 Ex. (♂, ♀), Buea-Wasserfall, 1250 m (ZFMK 41515—516), leg. V. Ennenbach.

Chamaeleo wiedersheimi Nieden, 1910 — 2 Ex. (♀, juv.), Akum bei Bamenda (ZFMK 41517—518), leg. V. Ennenbach.

Bemerkenswert ist hier vor allem das im Juli gefundene Jungtier, das mit seinen 39 mm Kopfrumpflänge im vorhergehenden zeitigen Frühjahr geschlüpft sein dürfte und so einen ersten reproduktionsbiologischen Anhaltspunkt für diese Art liefert.

Gekkonidae

Hemidactylus brookii Gray, 1845 — 1 Ex., Ngaoundéré (Stadtbezirk).

Seit den vorläufigen Hinweisen und Untersuchungen von Thys van den Audenaerde (1967: 168) und Dunger (1968: 30) sind keine substantiellen Arbeiten zur Systematik dieses weit verbreiteten Geckos erschienen. Die ausführliche Darstellung der Problematik des *H. brookii*-Formenkomplexes bei Böhme (1975: 23f und 1978: 378) ist daher immer noch aktuell.

Scincidae

Mabuya affinis (Gray, 1838) — 7 Ex., Minim (Galeriewald und Savanne), 3 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984.

Die Funde dieser bevorzugt Gewässernähe liebenden, ursprünglich waldbewohnenden Mabuye (Hoogmoed 1974: 12) liegen sehr weit landeinwärts und sind die ersten, die uns in Kamerun aus der Guineasavanne bzw. vom Adamaoua-Plateau bekannt

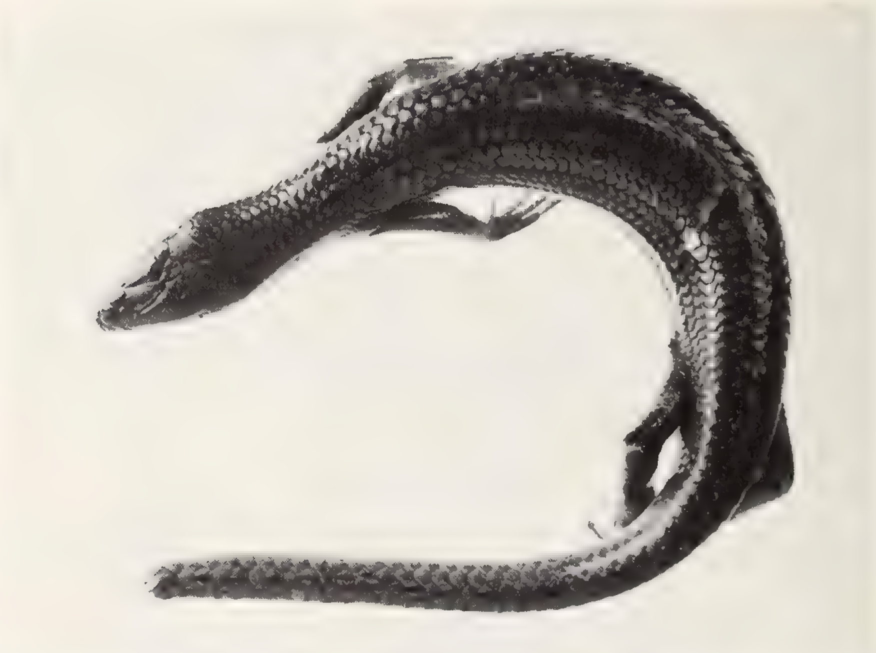


Abb. 10: Erstbeleg von *Mabuya buettneri* aus Kamerun (Minim). Aufn. E. Schmitz.

werden (vgl. Böhme 1975: 34, Joger 1982). Aus dem Senegal liegt sie uns dagegen sehr wohl aus der Guineasavanne (Casamance) vor (Böhme 1978: 389).

Mabuya maculilabris (Gray, 1845) — 1 Ex., Camp Faro, leg. Fehringer, 5. IV. 1981.

Mabuya buettneri Matschie, 1893 — 1 Ex., Minim (Savannenbereich).

Hoogmoed (1974: 28) faßt die bekannten Nachweise dieser seltenen Mabuye zusammen: Elfenbeinküste, Ghana, Togo und Zaire. Die von ihm (l. c.: 21) gegebene Verbreitungskarte läßt jedoch eine Einzeichnung in Togo aus. Die riesige, von Togo bis Zaire reichende Verbreitungslücke wird nun durch den hier bekanntgewordenen Erstnachweis (Abb. 10) für Kamerun auf halber Strecke unterbrochen. Wir halten ihn für ein Indiz, daß die Verbreitungslücken zum größten Teil Sammellücken darstellen.

Mabuya perroteti (Duméril & Bibron, 1839) — 5 Ex., Minim (Savannenbereich).

Die vier juvenilen bis subadulten Individuen der Stichprobe wurden in den Monaten Februar/März gefangen, das fünfte und einzige adulte Tier im April. Damit zeichnet sich zumindest eine Tendenz ab, die das von Böhme (1978: 389) im Senegal aufgedeckte Phänomen eines ontogenetischen, innerartlichen Konkurrenzausschlusses bei dieser Art auch für Kamerun bestätigt.

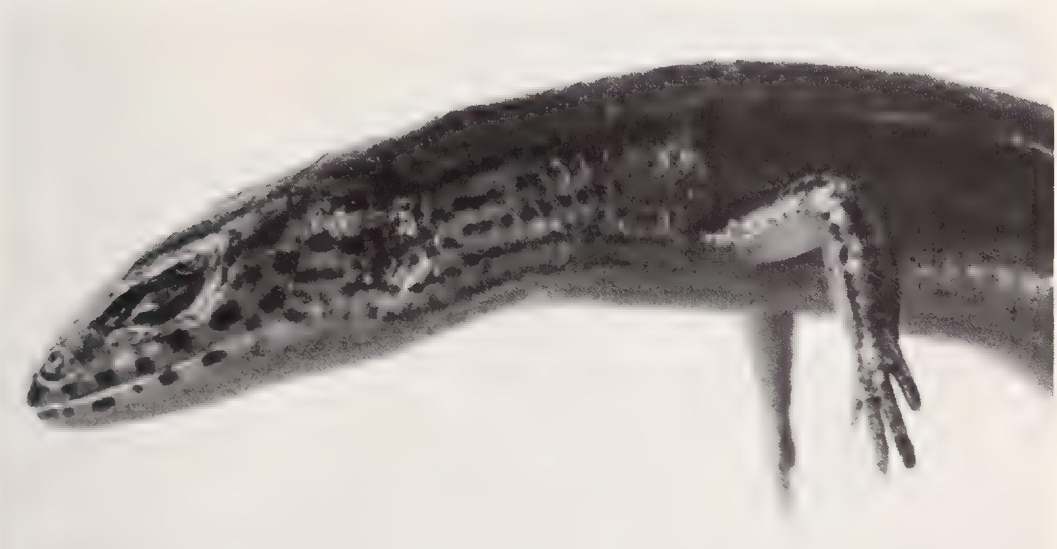


Abb. 11: Erstbeleg von *Panaspis aloysiisabaudiae* aus Kamerun (Tignère). Man beachte die 4-fingrige Vorderextremität. Aufn. E. Schmitz.

Panaspis aloysiisabaudiae Peracca, 1907 — 2 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984.

Diese von drei Orten an der ugandischen Flanke des Ruwenzori beschriebene Art wurde durch Perret (1975 a: 187) aus der Synonymie mit *Lygosoma* (*Leptosiaphos*) *kilimensis* Stejneger, 1891 (Terra typica Kilimandjaro) befreit (vgl. Loveridge 1957: 216), von der sie sich durch den Besitz von nur vier Fingern unterscheidet. Die Nachuntersuchung des ebenfalls vierfingrigen Typus von *L. weberi* Schmidt, 1943 aus den Imatong-Bergen (S-Sudan) ergab indes dessen Synonymie mit *aloysiisabaudiae* (Perret l. c.). Den Namen

Leptosiaphos Schmidt, 1943 ordnete Perret (1975 b: 10) als Subgenus der Gattung *Panaspis* zu. Zweifellos sind auch die vierfingrigen, von Dunger (1973: 68) beschriebenen Skinke aus Nigeria (Zonkwa, Kigom Hills und Jos) auf *P. aloysiisabaudiae* zu beziehen, wenngleich die Verbreitungslücke zwischen Jos-Plateau und Ruwenzori zunächst gewaltig erscheint. Leider wurde Dungers (l. c.) interessanter Nachweis in den drei danach dieser Skinkgruppe gewidmeten Arbeiten Perrets (1975 a, 1975 b, 1982) weder diskutiert noch erwähnt. Die nigerianischen Exemplare stimmen nicht nur in der Reduktion des ersten Fingers (Fingerformel nach Perret 1982: 117 ist 2-3-4-5), sondern auch in Größe, Proportion und Pholidosekennzeichen (Schuppen um die Körpermitte, Lamellen unter dem 4. Finger und der 4. Zehe, Lidfenster, Ohrlobulen) gut mit den ostafrikanischen Tieren überein (Dunger l. c., Perret l. c.). Dies gilt auch für die beiden hier aufgeführten Belege von NO Tignère (Abb. 11), die die Verbreitungslücke Jos — Ruwenzori deutlich verkleinern und einen bemerkenswerten Erstnachweis für Kameruns Herpetofauna darstellen. Ob sie taxonomisch völlig identisch mit den Populationen der ostafrikanischen Montanwälder sind — was man aus ökologischen und zoogeographischen Gründen bezweifeln kann —, wird sich erst klären lassen, wenn weiteres Material verfügbar ist und Klarheit besteht, ob die große Verbreitungslücke eine Sammellücke oder eine echte geographische Disjunktion darstellt.

* ***Panaspis vigintiserierum*** (Sjöstedt, 1897)

Der zweite Paratypus der von Böhme (1975: 34) beschriebenen Art *P. ianthinoxantha* (Terra typica Bafut-Ngemba-Reserve, Mt. Lefo, 1800 m), der von der außerhalb des Montanwaldes und tiefer gelegenen paratypischen Lokalität Wum stammte, gehört nach Ansicht Perret's (1982: 119) aufgrund der höheren Lamellenzahl unter der 4. Zehe zu *P. vigintiserierum.*

Lacertidae

Adolfus africanus (Boulenger, 1906) — 1 Ex., Minim (Galeriewald).

Dritter Nachweis dieser bisher aus Bitye (SO-Kamerun) und Dikume (Rumpi-Berge) bekannten Art in Kamerun (vgl. Mertens 1968: 74). Das Rumpi-Belegstück (ZFMK 5804) wurde bereits von Mertens (l. c.) im Detail mit einer Stichprobe aus Medje (Zaire) verglichen und für identisch befunden. Das von außerhalb des Waldblockes stammende Exemplar aus Minim unterscheidet sich weder von dem geographisch benachbarten, aber aus dem Waldgebiet stammenden Rumpi-Exemplar noch von *A. africanus* aus den Waldrelikten der Imatong-Berge im Südsudan, von wo uns ein Beleg (ZFMK 41093) vorliegt. — Die Eidechse wurde beim Sonnenbaden auf einem über das Galeriewaldgewässer ragenden Ast angetroffen. Ihre Existenz dürfte in der Grassavanne des Adamaoua-Hochlandes auf den Galeriewaldbereich beschränkt sein (vgl. Schmidt 1919: 501 f.).

Holaspis guentheri Gray, 1863 — 1 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Kunze & Nagel, 27. II.—15. III. 1984.

Der Fundort dieser zum Gleitflug befähigten einzigartigen kleinen Lacertide liegt noch weiter nördlich der Regenwaldgrenze als der der vorigen, ebenfalls waldtypischen Art. Die hochangepaßte Baumeidechse dürfte ebenfalls als Relikt die ehedem viel weiter nördlich verlaufende Regenwaldgrenze dokumentieren (vgl. unten). Die bisher bekannten Funde in Kamerun beschränken sich auf den Süden des Landes (Dibongo bei Edea: Müller 1910: 560; Foulassi: Perret & Mertens 1957: 584; Sangmélima, Efulen, Assok, Kala/Jaunde: MHNG-Belege, leg. Perret & Amiet).

Typhlopidae

Typhlops punctatus (Leach, 1819) — 3 Ex., Minim (Savannenbereich).

Colubridae

Lamprophis fuliginosus (Boie, 1827) — 1 Ex. (♂), Minim (Savannenbereich).

Zur Problematik des schwierigen Formenkomplexes *fuliginosus/lineatus* in Kamerun siehe Joger (1982: 330).

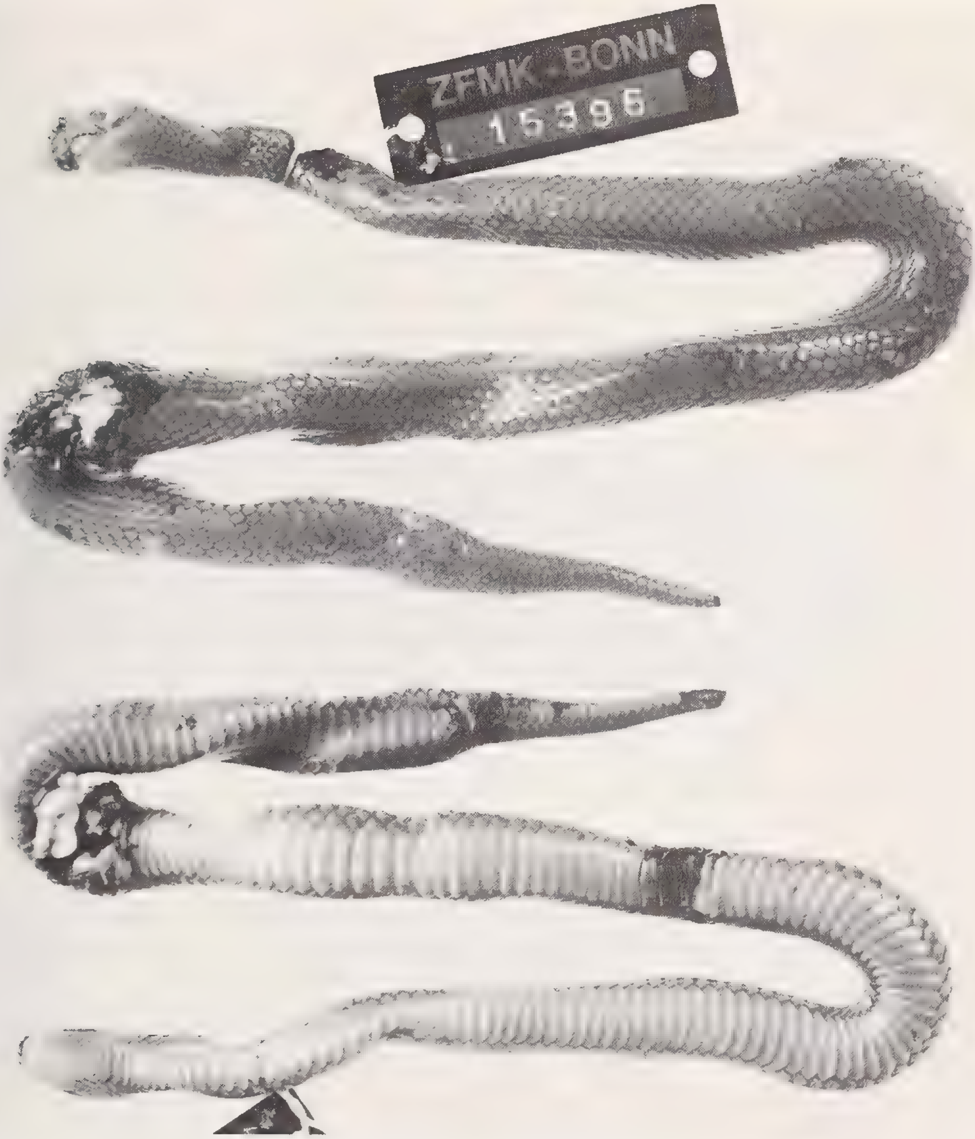


Abb. 12: Dorsal- (oben) und Ventralansicht von *Lycophidion irroratum* aus Wum, erster sicherer Beleg für Kamerun. Aufn. E. Schmitz.

Lycophidion irroratum (Leach, 1819) — 1 Ex. (♂), Wum, leg. Böhme & Hartwig, 12.—17. III. 1974 (ZFMK 15396).

Das beschädigte Tier (Abb. 12) hatte zunächst große Bestimmungsschwierigkeiten verursacht und deshalb keinen Eingang in die erste Herpetofaunistik Kameruns (Böhme 1975) gefunden. Inzwischen ließ es sich der Gattung *Lycophidion* und dann der der Art *irroratum* zuordnen. Diese wurde bereits von Perret (1961: 135) für Kamerun gemeldet. Dagegen beschränkte Laurent (1968), der die teils sehr schwierige Determination der *Lycophidion*-Arten hervorhebt, das Areal von *L. irroratum* auf Westafrika (Liberia bis Togo). Nach Guibé & Roux-Estève (1972: 392) ist die Art aus Guinea-Bissao, Sierra Leone, Liberia, Elfenbeinküste, Ghana, Togo und Benin bekannt. Hughes (1983: 344, 351) führt die Art in seinen Tabellen auch für die Waldgebiete Nigerias, Kameruns und Gabuns sowie für die Savannengebiete Kameruns, Gabuns und des Sudan auf. Da jedoch das von Perret (l. c. MHNG 1520.89) erwähnte Kameruner Belegstück, wie eine Nachbestimmung ergab, kein *irroratus* ist, Laurent (l. c.) sowie Guibé & Roux-Estève (l. c.) Kamerun ausdrücklich nicht ins (rein westafrikanische) Areal der Art aufnehmen, scheint unser Beleg aus Wum ein wichtiges faunistisches Dokument zu sein. Auch Stucki-Stirn (1979: 243) kennt kein Belegstück aus Westkamerun, also dem Herkunftsbereich unseres Stückes. Da es zudem in der Färbung (einfarbig bleigrau) und durch das Fehlen der charakteristischen schwarzen Rumpfflecken von den westafrikanischen Stücken abweicht, kommt ihm vielleicht auch einmal taxonomische Bedeutung zu. Der innerartliche Status des beschädigten Einzelstückes ist trotz der genannten Abweichungen derzeit noch nicht zu lösen.

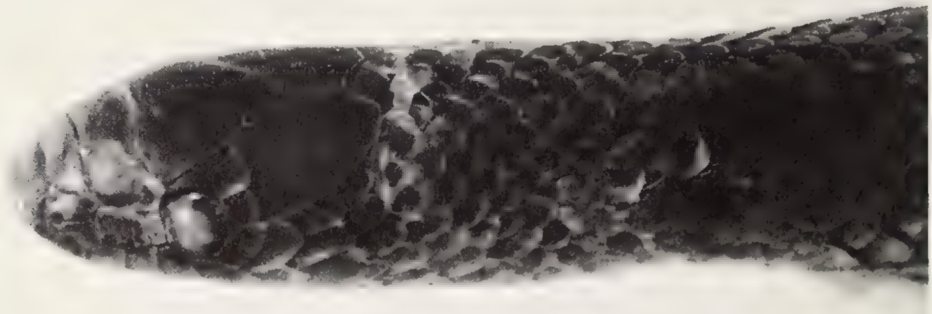


Abb. 13: *Prosymna ambigua* aus dem Savannenbereich bei Ngaoundéré. Aufn. E. Schmitz.

Prosymna ambigua Bocage, 1873 — 1 Ex., Ngaoundéré.

Im Gegensatz zu der im Kameruner Norden weiter verbreiteten *P. meleagris* (Unterart *greigerti*: vgl. Broadley 1980: 530) erreicht das Areal der zentralafrikanischen *P. ambigua* westwärts gerade noch den Südosten Kameruns (Broadley l. c.: fig. 15). Diese Populationen werden der Unterart *bocagii* Boulenger, 1897 zugerechnet. Unser Belegstück (vgl. Abb. 13) dokumentiert eine beträchtliche Erweiterung des Areals nach Nordwesten (vgl. Abb. 1), wobei aber durch die Höhenlage auf dem Adamaoua-Plateau das Verbleiben im Bereich der Guinea-Savanne gewährleistet ist. Zu einer Sympatrie mit *P. m. greigerti* kommt es nicht, letztere ist in Kamerun auf die Benoué-Ebene (Sudansavanne) beschränkt (vgl. Broadley l. c.: fig. 8).

Meizodon coronatus (Schlegel, 1837) — 1 Ex., Ngaoundéré.

Philothamnus irregularis (Leach, 1819) — 1 Ex., Hang Loa.

* ***Philothamnus angolensis*** Bocage, 1882.

Das von Joger (1982: 330) als *P. irregularis* bestimmte Exemplar aus Bafout wurde von B. Hughes nachbestimmt und zu *P. angolensis* gestellt (vgl. Hughes 1985: 518).

Philothamnus heterodermus (Hallowell, 1857) — 1 Ex., Minim, 1 Ex., Ngaoundéré, 1 Ex., 30 km NO Tignère, leg. Flacke, Horras & Nagel, 18.—19. III. 1984.

Aparallactus lunulatus (Peters, 1854) — 1 Ex., 20 km S. Minim, leg. Kunze & Nagel, 18.—19. III. 1984.

Nach Witte & Laurent (1947) der Unterart *nigrocollaris* Chabanaud zugehörig (vgl. Böhme 1975: 40).

* ***Crotaphopeltis hippocrepis*** (Reinhardt, 1843).

Hierzu gehören die fünf von Joger (1982: 333) als *C. acarina* Roman, 1974 aufgeführten Exemplare aus Tcholliré (ZFMK 20119—120, 29772) und aus Bafout. Rasmussen (1985: 126) demonstrierte die Identität beider mit sehr großem zeitlichen Abstand aufgestellten Namen. Unsere Belege sind bislang die einzigen aus Kamerun (vgl. Joger l. c.).

Crotaphopeltis hotamboeia (Laurenti, 1768) — 3 Ex. (1 ♂, 2 ♀), Minim, 1 Ex., Mayo Rô, 1 Ex., Ngaoundéré (in Hausgarten), leg. Kunze & Nagel, 31. III. 1984.

* ***Psammophis rukwae*** Broadley, 1966

Wie bereits Böhme (1978: 402) und Joger (1982: 332) anmerkten, gehören die fünf Sandrennattern ZFMK 15380—384 aus Mokolo, die Böhme (1975: 39) als *P. subtaeniatus* bezeichnet hatte, zu *P. rukwae*. Sie sind hier, wie auch die beiden von Joger (l. c.) publizierten Stücke aus Tcholliré (ZFMK 29767—768), erneut zu kommentieren, da sie auch weitgehend der Beschreibung der jüngst von Spawls (1983) aufgestellten *P. leucogaster* aus N-Ghana entsprechen. Eine vorläufige Vergleichsuntersuchung (Böhme 1987) ergab, daß *leucogaster* und *rukwae* artgleich sind, erstere aber als westliche Unterart letzterer anerkannt werden kann. Die hier aufgeführten Kameruner Belege, speziell die beiden aus Tcholliré, weisen deutlich intergradierende Merkmalskombinationen zwischen beiden Formen auf (Böhme 1987).

Viperidae

Causus maculatus (Hallowell, 1842) — 7 Ex., (3 ♂, 4 ♀) von Minim, Tignère und Ngaoundéré.

Die Tiere ähneln der ZFMK-Serie (20239—47, 29775—777) aus Tcholliré, auf deren abweichenden Habitus Joger (1982: 334) bereits aufmerksam machte.

Zoogeographische Anmerkung

Obwohl Kamerun herpetofaunistisch und herpetogeographisch besser bekannt ist als viele andere Länder West- und Zentralafrikas, erweisen sich unsere Kenntnisse immer wieder als unzureichend und noch zu spärlich für umfassende tiergeographische Analysen. So ergibt sich auch die Auswertung der hier aufgeführten gut 50 Arten, meist vom Adamaoua-Plateau, nicht nur ein ganz neues endemisches Taxon (*Cardioglossa gratiosa peternageli* ssp. n.), sondern auch vier Erstnachweise für die Fauna Kameruns: *Lycophidion irroratum*, *Agama* cf. *sankarancia*, *Mabuya buettneri* und *Panaspis aloysiisabaudiae*; für die ersteren zwei eine beträchtliche Arealausdehnung nach Osten, während die beiden letzteren riesige Verbreitungslücken zwischen Togo und NO-Zaire bzw. Nigeria und Uganda reduzieren.

Ein zweiter Grund für die Problematik zoogeographischer Analysen der Kameruner Herpetofauna ist die noch unzureichend erforschte Taxonomie vieler Formen. Solange die artlichen oder unterartlichen Zuordnungen nicht geklärt bzw. stabilisiert sind, verbieten sich tiergeographische Schlüsse (vgl. die hier angeschnittenen Probleme bei den Gattungen *Xenopus*, *Werneria*, *Arthroleptis*, *Phrynobatrachus*, *Hyperolius*, *Hemidactylus* und *Lamprophis*).

Trotz dieser beiden Einschränkungen lassen sich aus unseren Befunden doch Hypothesen über die Zoogeographie Kameruns, speziell des Adamaoua-Hochlandes, absichern (vgl. Eisentraut 1968, 1969, 1973, Joger 1982, Hutterer & Joger 1982, Böhme 1985). In immer stärkerem Maße erweist sich das Plateau als Kontaktzone nicht nur west- und ostafrikanischer Arten, sondern auch nördlicher (sahelosudanischer) und südlicher (regenwaldbewohnender) Faunenelemente. Für letztere gilt, daß ihr Vorkommen, auch wenn es erst jetzt entdeckt wird, sicher ein Verharren in einem Gebiet ist, das einst über seine Galeriewälder hinaus mit dem heute nach Süden abgedrängten Regenwald bedeckt war. Als neue Beispiele sind hier die beiden Waldlacertiden *Adolfus africanus* und *Holaspis guentheri* zu nennen, desgleichen die Colubride *Prosymna ambigua bocagii*. Auch die Anuren *Hylarana albolabris* und *Cardioglosa gratiosa peternageli* ssp. n. gehören dazu. Zu den erstgenannten, von Norden eingedrungenen Invasoren gehören die drei nachgewiesenen *Agama*-Arten: *doriae*, *paragama* und *sankaranica*.

Für zwei Endemiten des Adamaoua-Plateaus oder nur Westadamaouas ergeben sich teils bemerkenswerte Erweiterungen ihrer bekannten Areale: *Leptopelis nordequatorialis* und *Hyperolius riggenbachi*.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. Paul Müller und Herrn Dr. Peter Nagel, Saarbrücken, sowie allen anderen im Text genannten Mitarbeitern des Projektes „Ökologische Kontrolle von Tsetsefliegenbekämpfungsmaßnahmen" für ihre Bemühungen beim Zusammenbringen der Ausbeute. Entsprechend bedanken wir uns bei Herrn Volker Ennenbach, Mülheim/Ruhr. Prof. Müller und Dr. Nagel gewährten überdies den Abdruck von ihnen gemachter Photos, Frau U. Bott und Herr E. Schmitz (ZFMK Bonn) trugen weiter zur Illustration der Arbeit bei; auch dafür gebührt ihnen unser Dank.

Zusammenfassung

Neue Aufsammlungen in Kamerun, speziell auf dem Adamaoua-Plateau, erbrachten Belegmaterial von mindestens 28 Anuren-, 16 Echsen- und 10 Schlangenarten. Sie werden unter faunistischen, taxonomischen und ökologischen Aspekten besprochen und zoogeographisch kommentiert. Zusätzlich wird auf 7 weitere Arten eingegangen, die aus früheren Ausbeuten stammen, aber erneuter, meist taxonomischer oder nomenklatorischer Kommentierung bedürfen.

Vier Arten werden erstmals für Kamerun nachgewiesen: *Agama sankaranica*, *Mabuya buettneri*, *Panaspis aloysiisabaudiae* und *Lycophidion irroratum*. Bemerkenswerte Wiederfunde seltener Arten betreffen *Bufo villiersi*, *Adolfus africanus* und *Prosymna ambigua*. Letztere zwei wurden — mit *Holaspis guentheri*, *Hylarana albolabris* und *Cardioglossa gratiosa* — erstmals für das Adamaoua-Hochland nachgewiesen. Die Adamaoua-Population von *C. gratiosa* wird als eigene Unterart *C. g. peternageli* ssp. n. beschrieben.

Literatur

Amiet, J. L. (1972a): Description de cinq nouvelles espèces camerounaises de *Cardioglossa* (Amphibiens Anoures). — Biol. Gabon. 8: 201—231.

— (1972b): Les *Cardioglossa* camerounaises. — Science et Nature 114: 11—24.

— (1972c): Description de trois Bufonidés orophiles du Cameroun appartenants au groupe de *Bufo preussi* Matschie (Amphibiens Anoures). — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 11: 121—140.

— (1972d): Compte rendu d'une mission batrachologique dans le Nord-Cameroun. — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 12: 63—78.

— (1973): Notes faunistiques, éthologiques et écologiques sur quelques amphibiens anoures du Cameroun (2^e Série). — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 13: 135—161.

— (1976): Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Werneria* Poche, 1903. — Rev. zool. afr. 90: 33—45.

— (1977): Les *Astylosternus* du Cameroun (Amphibia anura, Astylosterninae). — Ann. Fac. Sci. Cameroun, Yaoundé, 23/24: 99—227.

— (1978): Liste provisoire des amphibiens anoures du Cameroun. — 22 S. (hektographiert).

Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2—48.

— (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr. 29: 360—417.

— (1985): Zoogeographical patterns of the lizard fauna of the African subsaharan savanna belt, with preliminary description of a new chameleon. — Proc. Int. Symp. Afr. Vert. Bonn: 471—478.

— (1987): Preliminary note on the taxonomic status of *Psammophis leucogaster* Spawls, 1983 (Colubridae: Psammophini). — Litt. Serp. 6: 171—180.

— & C. Klaver (1981): Zur innerartlichen Gliederung und zur Artgeschichte von *Chamaeleo quadricornis* Tornier, 1899 (Sauria: Chamaeleonidae). — Amphibia-Reptilia 1: 313—328.

Broadley, D. G. (1980): A revision of the African snake genus *Prosymna* Gray (Colubridae). — Occ. Pap. Natn. Mus. Monm. (Ser. B: Nat. Sci.) 6: 481—556.

Deckert, K. (1938): Beiträge zur Osteologie und Systematik ranider Froschlurche. — Sber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1938: 127—184.

Dowling, H. G. & W. E. Duellman (1978): Systematic Herpetology. A synopsis of families and higher categories. — HISS Publ. New York, 1. 1.—118. 3.

Dubois, A. (1975): Un nouveau sous-genre (*Paa*) et trois nouvelles especès du genre *Rana*. Remarques sur la phylogénie des Ranidés (Amphibiens, Anoures). — Bull. Mus. Natn. Hist. nat., Paris (3) 324 (Zool. 231): 1093—1115.

Dunger, G. T. (1968): The lizards and snakes of Nigeria. IV. The geckos of Nigeria. — Niger. Field 33: 18—47.

— (1973): The snakes and lizards of Nigeria. VII. The skinks of Nigeria (continued and completed). — Niger. Field 38: 54—80.

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Hamburg (Parey), 353 S.

— (1968): Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170—175.

— (1969): Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20: 325—334.

— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. Zool. Monogr. 3: 1—428.

Frost, D. (1985, Hrsg.): Amphibian species of the world. — Lawrence, Kansas (Allen Press & ASC), 732 S.

Grandison, A. G. C. (1968): Nigerian lizards of the genus *Agama* (Sauria: Agamidae). — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.) 17: 67—90.

Guibé, J. & R. Roux-Estève (1972): Les espèces ouest-africaines du genre *Lycophidion* (Serpentes, Colubridae). — Zool. Med. 47: 391—400.

Hoogmoed, M. S. (1974): Ghanese lizards of the genus *Mabuya* (Scincidae, Sauria, Reptilia). — Zool. Verh. 138: 3—62.

Hughes, B. (1983): African snake faunas. — Bonn. zool. Beitr. 34: 311—356.

— (1985): Progress on a taxonomic revision of the African green tree snakes (*Philothamnus* spp.). — Proc. Int. Symp. Afr. Vert. Bonn: 511—530.

Hutterer, R. & U. Joger (1982): Kleinsäuger aus dem Hochland von Adamaoua, Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 33: 119—132.

Joger, U. (1979): Zur Ökologie und Verbreitung wenig bekannter Agamen Westafrikas (Reptilia: Sauria: Agamidae). — Salamandra, Frankfurt, 15: 31—52.

— (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 32: 297—340.

— (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr. 33: 313—342.

Kobel, H. R. (1981): Evolutionary trends in *Xenopus* (Anura Pipidae). — Monit. zool. Ital. N. S. Suppl. XV, 8: 119—131.

—, L. du Pasquier, M. Fischberg & H. Gloor (1980): *Xenopus amieti* sp. nov. (Anura: Pipidae) from the Cameroons, another case of tetraploidy. — Rev. Suisse Zool. 87: 919—926.

Laurent, R. F. (1968): A re-examination of the snake genus *Lycophidion* Duméril & Bibron. — Bull. Mus. comp. Zool. 136: 461—482.

Letouzey, R. (1968): Étude phytogéographique du Cameroun. — Paris.

Loveridge, A. (1957): Check list of the reptiles and amphibians of East Africa (Uganda; Kenya; Tanganyika; Zanzibar). — Bull. Mus. comp. Zool. 117: 153—362.

MacDonald, M. A. (1981): A new species of agamid lizard from Ghana. — J. Zool. 193: 191—199.

Meerman, J. (1983): Tabel voor de klauwkikkers van het geslacht *Xenopus*. — Lacerta 41: 94—99.

Mertens, R. (1968): Zur Kenntnis der Herpetofauna von Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 19: 69—84.

Monard, A. (1951): Résultats de la Mission zoologique Suisse au Cameroun. — Mém. Inst. fr. Afr. Noire (Sci. Nat.) 1: 1—244.

Moody, S. M. & W. Böhme (1984) Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas. — Bonn. zool. Beitr. 35: 107—128.

Müller, L. (1938): Beiträge zur Herpetologie Kameruns. — Abh. math.-phys. Kl. Kgl.-Bayer. Akad. Wiss. München 24: 544—626.

Müller, P., P. Nagel & W. Flacke (1980): Ökologischer Einfluß von Tsetsefliegenbekämpfung mit Dieldrin im Hochland von Adamaoua (Kamerun). — Amazonia 7: 31—48.

—, — & — (1981): Ecological side effects of Dieldrin application against Tsetse flies in Adamaoua, Cameroun. — Oecologia 50: 187—194.

Nagel, P. (1982): Die Fühlerkäfer Kameruns (Coleoptera, Carabidae, Paussinae). — Bonn. zool. Beitr. 33: 383—406.

Perret, J.-L. (1961): Études herpétologiques africaines III. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 84: 133—138.

— (1971): Redécouverte de *Bufo villiersi* Angel. — Rev. Zool. Bot. Afr. 84: 130—139.

— (1975 a): Révision critique de quelques types de reptiles et batraciens africains. — Rev. Suisse Zool. 82: 185—192.

— (1975 b): La différentiation dans le genre *Panaspis* Cope (Reptilia, Scincidae). — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat. 98: 5—16.

— (1982): Le sous-genre *Leptosiaphos* (Lacertilia, Scincidae) et ses implications. — Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat. 105: 107—121.

Rasmussen, J. B. (1985): A new species of *Crotaphopeltis* from East Africa, with remarks on the identity of *Dipsas hippocrepis* Reinhardt, 1843 (Serpentes: Boiginae). — Steenstrupia 11: 113—129.

Reumer, J. W. F. (1985): Some aspects of the cranial osteology and phylogeny of *Xenopus* (Anura, Pipidae). — Rev. Suisse Zool. 92: 969—980.

Schiøtz, A. (1967): The treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. — Spol. zool. Mus. haun. 25: 1—346.

— (1971): The superspecies *Hyperolius viridiflavus* (Anura). — Vidensk. Medd. Dansk. naturh. For. 134: 21—76.

— (1975): The treefrogs of Eastern Africa. — Steenstrupia, Copenhagen, 232 S.

Schmidt, K. P. (1919): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Congo Expedition, 1909—1915. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 39: 385—624.

Spawls, S. (1983): A new *Psammophis* from Northern Ghana. — Brit. J. Herpetol. 6: 311—312.

Stucki-Stirn, M. C. (1979): Snake Report 721. — Teuffenthal (Herp.-Verl.), 650 S.

Thys van den Audenaerde, D. (1967): Les Gekkonidae de l'Afrique centrale. — Rev. Zool. Bot. Afr. 74: 163—172.

Witte, G. F. de & R. F. Laurent (1947): Révision d'un groupe de Colubridae africains. Genres *Calamelaps*, *Miodon*, *Aparallactus* et formes affines. — Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg. 29: 1—134.

Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1; Dr. Bert Schneider, Hohenzollernstraße 25, 6780 Pirmasens.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 265—268	Bonn, Oktober 1987

Relationships of the snake genera *Pythonodipsas* Günther and *Spalerosophis* Jan (Reptilia, Colubridae)

Beat Schätti & Colin McCarthy

Abstract. The monotypic genus *Pythonodipsas* is peculiar in various morphological respects. Similarities in head scutellation with *Spalerosophis* sp. represent convergence. The derived character states found in *P. carinata* do not corroborate a close relationship with Madagascan genera (Geodipsadini) but argue for an offset position among the Lycodontinae.

Key words. Lycodontinae, Geodipsadini, Palaearctic, Madagascar, monophyly.

The monotypic snake genus *Pythonodipsas* Günther, 1868 is represented by the Western keeled snake (*P. carinata*) of south-western Angola and western Namibia. This species is unique among Old World Colubrid snakes (Colubridae sensu Dowling 1974) in a combination of osteological characters, i. e., a peculiar maxillary dentition (3rd to 6th largest, posteriormost tooth large and grooved), a reduced number of palatine teeth[1]), and hypapophyses developed throughout the vertebral column.

Marx et al. (1982, p. 554) found *Pythonodipsas carinata* and *Spalerosophis diadema* to be "more similar to viperids than are any other species of Colubroidea [sic]". Both species have fourteen derived character states found in vipers (Viperidae). Seven presumably synapomorphic features (i. e., more than three loreals, more than three anterior temporals, eye not in contact with supralabials, dorsal head scalation with some small scales, palatine-pterygoid articulation with a saddle joint, intraspecific variation in keeling of dorsal scales, and enlarged anterior and posterior maxillary teeth) are said to be common to both *P. carinata* and *S. diadema*. Marx et al. (1982, p. 559) speculated about the monophyly of *Spalerosophis* Jan, 1865 and *Pythonodipsas* but they were unable to conclude "whether these taxa are related or convergent".

Pythonodipsas and *Spalerosophis* can be distinguished by the condition of subcaudals, dorsal scale row reduction, pupil shape, development of posterior hypapophyses, shape of basisphenoid and palatinum, and hemipenis. In *P. carinata*, the organ is divided (with a bifurcate sulcus). It is covered with uniform small spines arranged in regular series. In *S. diadema*, the organ is single (subcylindrical) with a simple sulcus spermaticus. There are larger basal spines and an apical ornamentation made up of denticulate calyces (Fig. 1). In *P. carinata*, the lateral head scalation is broken up, and a large scale separates the eye from the supralabials. The shields between the eyes (supraoculars, frontal) are entire. With the exception of two reduced shields bordering the supraoculars, the parietals are broken up into a number of small scales, and there may or may not be one or two small azygous shields between the prefrontals and the frontal (Broadley 1983). Among Palaearctic genera, *Spalerosophis* is remarkable in having an increased number of midbody dorsal scale rows, ranging from 23 (in *S. diadema*) to 43 (in *S. microlepis*), and an advanced fragmentation of head scales (prefrontals, loreals, circumocular scales, temporals). There are a number of small scales which exclude the eye from the supralabials. Pre- and postoculars are likewise small and scale-like (forming an "ocular ring"). In *S. microlepis* (type species) and in *S. josephscortecci* (endemic to Somalia, Lanza 1964), the frontal is broken up. Furthermore, the type species is peculiar in having the internasals divided, whereas the African form has multiple supraoculars and partially divided parietals.

---

[1]) Among Colubridae, low palatine teeth counts are considered a derived character state (Marx & Rabb 1972, character 48). Contrary to the arrangement figured by Marx et al. (1982), our specimen (TM 62801) has the third out of five and not the anteriormost tooth greatly enlarged.

It has been outlined earlier (Schätti 1986b) that *S. diadema* and certain representatives of Palaearctic racers (genus *Coluber* s. l.) have identical states in four characters used by Marx et al. (1982), i. e. supralabial condition, maxillary teeth, palatine articulation, and dorsal keeling. The available evidence argues for a close relationship of the genus *Spalerosophis* with *C. hippocrepis* and allied species (Schätti 1986a). This group is distinct from other lineages of Palaearctic racers (Schätti in press) in lateral head scalation (increased number of supralabials, additional scales in the loreal and temporal region, development of posterior subocular scales with a tendency to exclude the orbit from contact with the supralabials), paravertebral scale row reduction, osteological features (e. g. basisphenoid, vertebrae), shape and ornamentation of the hemipenis, and biochemical data (protein electrophoresis). *Spalerosophis* is certainly not a good model for a hypothetical "protoviperid" (Marx et al. 1982). To conclude, there is no doubt that the similarities between *Pythonodipsas* and *Spalerosophis* in head scale fragmentation represent convergence.

The combination of character states found in *Pythonodipsas* is not paralleled in any Palaearctic snake. The presence of posterior hypapophyses, a bifurcate (centrifugal) sulcus spermaticus, and grooved posterior maxillary teeth made Bogert (1940) presume a relationship between *Pythonodipsas*, *Geodipsas* Boulenger, 1896 (with about six species distributed in Tropical Africa and on Madagascar), and *Ditypophis* Günther, 1881 (a single species from Socotra). Dowling & Duellman (1978) arrange these snakes with five Comoro-Madagascan genera[2]) in the tribe Geodipsadini (subfamily Lycodontinae). This group is recognized by a single dentition feature (i. e., grooved posterior maxillary teeth). The aglyphous Madagascan genera having hemipenis with bifurcated sulcus are grouped in the Pseudoxyrhophini (Dowling & Duellman 1978). Dowling (1969) found that the genera of Bogert's (1940) Group I (tribe Boaedontini) have paravertebral dorsal scale reductions. *Geodipsas* sp. have a single low reduction. According to Bogert (1940), the hemipenis of *Geodipsas depressiceps* is single with a bifurcate sulcus. The Geodipsadini (Dowling & Duellman 1978), however, contains forms with both low and paravertebral scale row reductions (three in *Madagascarophis*). Only *Ditypophis vivax* has both low and high scale row reductions and a hemipenis similar to the one found in *P. carinata*, i. e. bifurcate for one third of its length, and covered distally with very small spines (Parker 1949). *D. vivax* also has undivided subcaudals and a vertically elliptic pupil. The type specimen has notched parietal scales (Günther 1881, pl. 40) but this aberrant condition does not occur in seven other examples of this species (working sample). In fact, this species shares most characters (including supposedly derived features) with *P. carinata*. However, the distribution pattern of these monotypic genera is rather enigmatic and there must be serious doubt about the monophyly of the Geodipsadini. A detailed investigation of further snake genera is necessary to aid interpretation of characters and to deduce the phylogenetic relationship of *Pythonodipsas*. This peculiar genus has many derived character states (i. e. fragmented head shields, paravertebral scale row reduction, enlarged palatine teeth, peculiar hemipenis morphology etc.) which argue for an offset position among the Lycodontinae.

---

[2]) (i. e., *Alluaudina*, *Ithycyphus*, *Langaha*, *Lycodryas*, and *Madagascarophis*). Based on similarities in maxillary dentition (Parker 1949), the Oriental genus *Psammodynastes* is tentatively placed in the Geodipsadini.

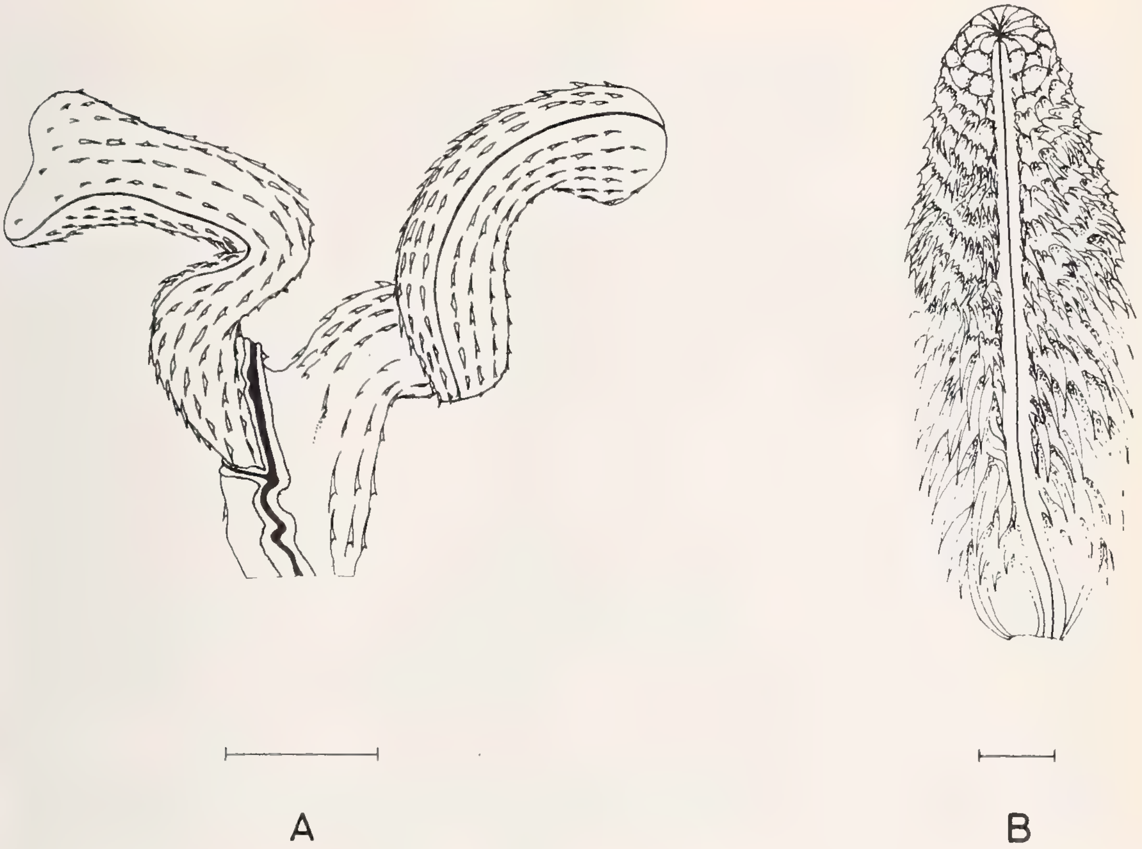


Fig. 1: Right everted hemipenis (sulcate view) of (A) *Pythonodipsas carinata* (TM 52169, broken line indicates course of sulcus spermaticus on the reverse side) and (B) *Spalerosophis diadema* (author's coll. SS 2).

Working sample (Geodipsadini). *Alluaudina bellyi* (Brit. Mus. [Nat. Hist.] 1948.1.7.77); *Ditypophis vivax* (BM 99.12.5.120—123, 1946.1.4.53 [type], and 1957.1.10.29—31); *Geodipsas depressiceps* (BM 1906.3.30.71); *G. infralineata* (BM 1930.2.2.14); *Ithycyphus goudoti* (BM 89.4.11.12); *Langaha nasuta* (BM 89.4.11.13; Naturhist. Mus. Basel [NHMB] 1777); *Lycodryas betsileanus* (BM 1930.2.2.15); *Madagascarophis colubrinus* (BM 1925.8.25.8; NHMB 18285); *Pythonodipsas carinata* (BM 1946.1.4.70[type]; TM 32349, 33040, 52169, and 62801).

Acknowledgement

We wish to express our thanks to Dr. W. D. Haacke, Transvaal Museum (TM, Pretoria) for the permission to prepare a skeleton and remove a hemipenis from specimens of *P. carinatus*.

Zusammenfassung

Die südwestafrikanische Natter *Pythonodipsas carinata* unterscheidet sich in phylogenetisch gewichtigen Merkmalen klar von der paläarktischen Gattung *Spalerosophis*. Ähnliche Merkmalszustände in der Kopfbeschuppung stellen konvergente Entwicklungen dar. Am meisten Übereinstimmung (Hemipenis, Schuppenreduktion etc.) zeigt *Pythonodipsas* mit der ebenfalls monotypischen Gattung *Ditypophis* von Sokotra. *Pythonodipsas* weist eine große Zahl vermutlich apomorpher Zustände in unabhängigen Merkmalskomplexen auf. Die Geodipsadini (sensu Dowling & Duellman 1978) stellen wahrscheinlich eine polyphyletische Gruppe dar, während *P. carinata* innerhalb der Lycodontinae eine isolierte Position einnimmt.

Literatur

Bogert, C. M. (1940): Herpetological results of the Vernay Angola expedition. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 77 (1): 1—107.
Broadley, D. G. (1983): FitzSimons' snakes of Southern Africa. — Johannesburg, 376 S.
Dowling, H. G. (1969): Relations of some African Colubrid snakes. — Copeia 1969 (2): 234—242.
— & W. E. Duellman. (1978): Systematic herpetology. A synopsis of families and higher categories. — HISS Publ.
Günther, A. (1868): Sixth account of new species of snakes in the collection of the British Museum. — Ann. Mag. nat. Hist. (4) 1: 413—428.
— (1881): Descriptions of the amphisbaenians and ophidians collected by Prof. I. Bayley Balfour in the island of Socotra. — Proc. zool. Soc. London 40: 461—463.
Jan, G. (1865): Reptilia, pp. 352—357. In: de Filippi, F. Note di un Viaggio in Persia nel 1862. Vol. I. — Milano, 395 S.
Lanza, B. (1964): Il genere *Sphalerosophis* e descrizione di una nuova specie. — Monit. zool. ital. LXXII (1—2): 47—64.
Marx, H. & G. B. Rabb. (1972): Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. — Field. Zool. 63 (1153): 1—321.
—, — & S. J. Arnold. (1982): *Pythonodipsas* and *Spalerosophis*, Colubrid snake genera convergent to the vipers. — Copeia 1982 (3): 553—561.
Parker, H. W. (1949): The snakes of Somaliland and the Sokotra Islands. — Zool. Verh. 6: 1—115.
Schätti, B. (1986a): Morphological evidence for a partition of the genus *Coluber*, pp. 235—238. In: Rocek Z. (ed.): Stud. Herp. — Proc. Europ. Herp. Meet. Prague 1985.
— (1986b): Morphologie und Systematik von *Coluber algirus* und *C. hippocrepis*. — Bonn. zool. Beitr. 37: 281—293.
— (in press): The phylogenetic significance of morphological characters in the Holarctic racers of the genus *Coluber*. — (Amphibia — Reptilia).

Beat Schätti, Zoologisches Museum der Universität, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich; Colin McCarthy, Dept. of Zoology, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 3	S. 269	Bonn, Oktober 1987

Crocidura ansellorum, emended species name for a recently described African shrew

R. Hutterer & N. J. Dippenaar

In our description of *Crocidura anselli* (Hutterer & Dippenaar 1987) from Zambia we stated that the species was "named after W. F. H. Ansell, who has made significant contributions to our knowledge of Zambian mammals, and his son P. D. H. Ansell, the collector of the type series." According to Article 31 (a) (ii) of the 1985 International Code of Zoological Nomenclature, this must be corrected to *C. ansellorum* because "a species-group name, if a noun in the genitive case formed directly from a modern personal name is to be formed by adding to the stem of that name —*i* if the personal name is that of a man, —*orum* if of men or of man (men) and woman (women) together" (ICZN 1985: 61—63). According to Article 32 (c) the original name *C. anselli* is an "Incorrect original spelling" and therefore requires emendation.

We are grateful to Mr R. Dowsett, who pointed out this error to us.

References

Hutterer, R. & N. J. Dippenaar (1987): A new species of *Crocidura* Wagler, 1832 (Soricidae) from Zambia. — Bonn. zool. Beitr. 38: 1—7.

International Code of Zoological Nomenclature Committee (1985): International code of zoological nomenclature, third ed. — Univ. California Press, Berkely, California, 338 pp.

Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 162, D-5300 Bonn 1, W. Germany; Dr N. J. Dippenaar, Transvaal Museum, P. O. Box 413, Pretoria, South Africa.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 38 | H. 3 | S. 271—272 | Bonn, Oktober 1987

Buchbesprechungen

Gwinner, E. (1986): *Circannual Rhythms.* Zoophysiology, Vol. 18., 154 Seiten, 73 Abbildungen, 5 Tabellen. Springer-Verlag, Berlin.

Diese Publikation befaßt sich mit der Steuerung jahreszeitlicher Abläufe durch innere Uhren bei Tieren und Pflanzen, wobei die meisten Beispiele auf Vögel entfallen. In den vergangenen 2 Jahrzehnten hat Gwinner mit seinen Mitarbeitern den heutigen Forschungsstand über Jahresrhythmik bei Vögeln wesentlich mitbestimmt und vorangetrieben. Er ist daher nach Pengelley (1974; Circannual clocks) und Follet & Follet (1980; Biological clocks in seasonal reproductive cycles) einer der kompetentesten Biologen, um einen aktuellen Zwischenbericht über die Forschungen auf diesem Gebiet zu geben.

Die Publikation umfaßt 6 Kapitel. Nach einer kurzen Darstellung des Phänomens „Jahresrhythmus" werden u. a. folgende Themenkomplexe behandelt: ultimate und proximale Kontrollfaktoren bei Jahresrhythmen, Nachweise circannueller Rhythmen bei Säugern, Vögeln, niederen Wirbeltieren, Wirbellosen und Pflanzen, Eigenheiten freilaufender circannueller Rhythmen und deren Abhängigkeit von exogenen Faktoren (Temperatur, Photoperiode, soziale Faktoren), Synchronisation der Jahresrhythmen, (mögliche) Mechanismen der Steuerung jahreszeitlicher Abläufe, adaptive Funktion circannueller Rhythmen. Ein Literaturverzeichnis (über 450 Titel, darunter auch wichtige ältere deutschsprachige Arbeiten) und ein Schlagwortregister runden die Publikation ab.

Dem Rez. fiel angenehm auf, daß außer den bekannten Modellvorstellungen auch unorthodoxe Erklärungsmöglichkeiten aufgezeigt werden. Hierzu paßt auch die kritische Distanz des Autors gegenüber eigenen Befunden und Bewertungen. Hinweise auf die vielen Wissenslücken über die jahreszeitliche Steuerung verschiedener Prozesse, wie der noch ungenügend untersuchte Einfluß der Photoperiode auf den endogenen Zugrhythmus bei Vögeln, lassen erahnen, welche experimentellen Hürden das Forschungsgebiet in Zukunft zu nehmen hat.

Bei einer erneuten Auflage sollte bei den Abbildungen entsprechend der internationalen Terminologie „body weight" durch „body mass" ersetzt werden. Ferner wäre ein ausführlicherer Index wünschenswert.

Insgesamt besticht das Buch durch klare Konzeption und prägnanten Stil. Es ist hervorragend illustriert — eine wichtige Hilfe zum Verständnis der angeführten Beispiele. Vermutlich wäre der Veröffentlichung ein breiter Leserkreis unter den Biologen beschieden, würde der astronomische Preis dem nicht entgegenstehen. Das Buch sollte in biologisch ausgerichteten Bibliotheken nicht fehlen.

K.-L. Schuchmann

Ford, H. A. & D. C. Paton (Eds.) (1986): *The Dynamic Partnership — Birds and Plants in Southern Australia.* Handbook of the Flora and Fauna of South Australia. 199 S., 8 Farbtafeln, zahlreiche Graphiken und Tabellen. Woolman, Government Printer, South Australia (o. Ortsangabe).

Über die Coevolution zwischen Blütenpflanzen und Vögeln der gemäßigten Breiten Australiens liegen zwar zahlreiche fragmentarische Beobachtungen im Schrifttum vor, doch fehlte bisher eine ausführliche analytische Dokumentation zu diesem Thema. Der vorliegende Band, bestehend aus 16 Kapiteln von 13 verschiedenen Autoren, versucht, diese Lücke zu schließen. Das Thema ist vielgestaltig und erschwert somit eine homogene Präsentation. Einige Arbeiten geben lediglich einen kurzen Überblick über den Stand der Forschung, während andere eine detaillierte Zusammenstellung z. T. abgeschlossener Untersuchungen bieten. Behandelt werden verschiedene Interaktionen zwischen Vogel und Pflanze. Außer acht Arbeiten über nektar-, beeren-, und samenfressende Vögel werden folgende Themen behandelt: nahrungsökologische Beziehungen zwischen Wasserpflanzen und Vögeln, Überleben von Vogelarten in unterschiedlich großen Waldrefugien, Anpassungen von Vogelarten an Habitate mit überwiegend „exotischen" (eingeführten) Pflanzen, Einfluß absterbender Eukalyptuswälder auf die Nahrungsökologie der hier lebenden Vogelarten. Besonders originell erschien dem Rez. die Arbeit von Milewski, der die Beziehungen zwischen Vogelblumen und Blumenvögeln im südlichen Australien mit denen in Südafrika vergleicht. Er zeigt auf, daß in Südaustralien Blütenpflanzen dominieren, die reichlich Nektar produzieren, aber kaum Beeren mit ungeschütztem Samen. Folglich sind hier nektarivore Vögel besonders artenreich vertreten, während frugivore Vögel nur gelegentlich vorkommen. In Südafrika ist diese Situation umgekehrt. Milewski vermutet, daß diese Unterschiede primär auf klimatische und edaphische Ursachen zurückzuführen sind (Böden in Südaustralien sind besonders arm, südafrikanische dagegen besonders reich an Kalium- und Phosphorsalzen) und nicht mit der Entwicklungsgeschichte der beiden Floren zusammenhängen.

Das Buch dokumentiert eindrucksvoll den gegenwärtigen Forschungsstand und die Vielseitigkeit der Forschungsansätze zur Coevolution zwischen Vogel und Pflanze. Unabhängig vom behandelten geographischen Gebiet sind viele Aussagen in diesem Buch für jeden Biologen relevant.

K.-L. Schuchmann

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — Ent. monthly Mag. 95: 139—143.

— (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212—258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — Bonn. zool. Beitr. 34: 273—277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 38, Heft 3, 1987

INHALT

A checklist of the shrews of Rwanda and biogeographical considerations on African Soricidae
R. Hutterer, E. Van der Straeten & W. N. Verheyen 155

Das Streifenwiesel (*Poecilictis libyca*) im Sudan und seine Gesamtverbreitung
J. Niethammer 173

Neue Erkenntnisse über afrikanische Bürstenhaarmäuse, Gattung *Lophuromys* (Muridae; Rodentia)
F. Dieterlen 183

Disjunctions of montane forest birds in the Afrotropical Region
A. Prigogine 195

Observation of birds during winter in North Darfur, Sudan
R. Holländer 209

Morphological variation of skeletal characters in the bird family Carduelidae: I. General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses
R. van den Elzen, H. Nemeschkal & H. Classen 221

Zur Herpetofaunistik Kameruns (III), mit Beschreibung einer neuen *Cardioglossa* (Anura: Arthroleptidae)
W. Böhme & H. Schneider 241

Relationships of the snake genera *Pythonodipsas* Günther and *Spalerosophis* Jan (Reptilia, Colubridae)
B. Schätti & C. McCarthy 265

Crocidura ansellorum, emended species name for a recently described African shrew
R. Hutterer & N. J. Dippenaar 269

Buchbesprechungen 271

QL1
B72Z
NH

QL
1
B72Z
NH

ONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 38, Heft 4, 1987 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 38 | H. 4 | S. 273—297 | Bonn, November 1987

Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland

Johannes Handwerk

Abstract. New data on the morphology, ecology and distribution of the two sibling species *Sorex araneus* und *S. coronatus* in the Rhineland are given. 21 different measurements were taken from a sample of 73 *S. araneus* and 85 *S. coronatus* skulls and mandibles, and simple and combined indices were calculated. By use of two combined indices (x_5/x_6 and x_{21}/x_{19}) it was possible to identify 96,2 % of 402 skulls correctly. A set of qualitative and quantitative characters is presented as an identification aid. All localities studied in the Rhineland with a minimum sample size of 4 specimens showed a sympatric occurrence of the two species. More closely studied habitats around Bonn showed that *S. araneus* and *S. coronatus* may live close together. However the percentage of the two species seems to vary with temperature and humidity: *S. araneus* prefers a cold and humid milieu whereas *S. coronatus* also occurs in open and dry habitats.

Key words. Mammalia, Soricidae, *Sorex araneus*, *S. coronatus*, Rhineland, sibling species, morphology, ecology, distribution.

Einleitung

Die cytologisch sicher bestimmbaren Spitzmausarten *Sorex araneus* und *S. coronatus* waren lange Zeit hinsichtlich ihrer morphologischen Unterscheidbarkeit problematisch (von Lehmann 1955; Meylan 1964; Olert 1969, 1973). Hausser & Jammot (1974) entwickelten mit Hilfe der Diskriminanzanalyse an cytologisch bestimmten Tieren eine Trennformel, mit der beide Arten nach Schädelmerkmalen bestimmt werden können. Da ihre Ergebnisse auf Schweizer Individuen beruhen, entwickelten Mys, Van der Straeten & Verheyen (1985) für belgische und niederländische Tiere nach der gleichen Methode eine Trennfunktion. Auf der Grundlage dieser morphologischen Analysen konnten auch die Verbreitung und Ökologie der zwei Spitzmausarten in Frankreich, der Schweiz, in Belgien und den Niederlanden klarer abgesteckt werden (Meylan & Hausser 1978; Hausser et al. 1985; Mys et al. 1985).

Da die Verbreitung beider Arten in der Bundesrepublik Deutschland nur bruchstückhaft bekannt und unklar ist, ob sich die in der Schweiz entwickelte Trennformel hier mit Sicherheit anwenden läßt, wurde die Verteilung beider Arten im Rheinland und ihre Unterscheidbarkeit erneut untersucht, wobei besonders auf qualitative Merkmale geachtet wurde.

Material und Methoden

In dieser Studie wurden insgesamt 402 Individuen, 232 *S. araneus*, 170 *S. coronatus*, überprüft. Aus dem Rheinland stammten 315 Schädel und 197 Bälge (Fundgebiete siehe Karte in Abbildung 9); außerdem wurden 57 Schädel aus Skandinavien, 20 Schädel cytologisch bestimmter Tiere, 18 aus der Schweiz und 2 aus Frankreich, einbezogen. Neben 39 selbst gesammelten Spitzmäusen aus Bonn und Umgebung (Tab. 1) wurden 176 Schädel aus dem Museum Alexander Koenig, Bonn, 154 Schädel aus der Sammlung Niethammer und 20 Schädel aus dem Zoologischen Institut Lausanne untersucht. Karyogramme wurden mit einer modifizierten Methode nach Gropp präpariert. Die Körpermaße sind in Niethammer & Krapp (1978) abgenommen und definiert. Die Farbverteilung wurde hauptsächlich an Rundbälgen beurteilt, da diese den natürlichen Verhältnissen eher entsprechen als gespannte oder getrocknete Felle. Nach Vorschlägen von Bühler (1963), Sans-Coma (1978) und Dötsch (1982) wurden 13 Strecken (x_1-x_9; x_{22}-x_{25}) am Oberschädel und 12 Strecken (x_{10}-x_{21}) am Unterkiefer gemessen. Die Meßpunkte sind in den Abbildungen 1 und 2 dargestellt. Gemessen wurde mit einer

Tabelle 1: Angaben zu Individuen aus eigenen Aufsammlungen aus dem Gebiet um Bonn. Die Abkürzungen bedeuten: Kr = Kopf-Rumpflänge, Schw = Schwanzlänge, % = relative Schw, Hf = Hinterfußlänge, Ohr = Ohrlänge, Gew = Gewicht, ♂ = männlich, ♀ = weiblich, Sa = *Sorex araneus*, Sc = *S. coronatus*, 1 = Siebengebirge, 2 = Kottenforst, 3 = Drachenfelser Ländchen bei Gimmersdorf, I—III = Altersklassen, d = diesjährig, v = vorjährig.

Nr.	Fund-datum	Fund-ort	Art	Geschl.	Alters-klasse	Kr	Schw	%	Hf	Ohr	Gew
2	26. 08. 83	1	Sa	♂	II_d	62	44	71	12,3	—	6,6
3	08. 09. 83	1	Sa	♂	II_d	56	40	71	12,0	—	6,1
9	26. 06. 84	1	Sa	♂	III_v	74	42	57	13,5	9,4	12,7
11	26. 06. 84	1	Sa	♂	III_v	75	38	51	13,2	—	11,2
13	17. 07. 84	1	Sa	♀	I_d	—	37	—	12,5	—	—
15	17. 07. 84	1	Sa	♀	III_v	71	42	59	13,5	6,2	11,2
16	19. 07. 84	1	Sa	♀	I_d	74	41	55	12,3	6,3	7,1
17	19. 07. 84	1	Sa	—	I_d	73	40	55	12,1	6,4	8,2
23	08. 08. 84	2	Sa	♂	I_d	70	42	60	12,2	7,3	8,3
28	15. 08. 84	2	Sa	♂	I_d	61	38	62	12,0	6,0	6,4
31	23. 08. 84	1	Sa	♂	I_d	71	42	59	12,5	6,1	7,1
32	23. 08. 84	1	Sa	♀	I_d	64	33	52	12,2	5,5	5,1
37	19. 10. 84	1	Sa	♂	III_v	84	44	52	13,5	6,9	11,2
41	05. 06. 85	3	Sa	♂	III_v	84	43	51	13,0	8,0	12,3
42	05. 06. 85	3	Sa	♂	III_v	88	45	51	13,0	6,0	13,5
5	16. 06. 84	1	Sc	♂	III_v	70	39	56	11,5	5,9	9,2
6	26. 06. 84	1	Sc	♂	III_v	69	42	61	12,1	7,8	9,7
7	26. 06. 84	1	Sc	♀	I_d	69	38	55	12,5	7,0	6,3
8	26. 06. 84	1	Sc	♂	I_d	61	38	62	12,2	6,9	8,2
12	17. 07. 84	1	Sc	♀	I_d	64	36	56	11,9	5,0	8,4
14	17. 07. 84	1	Sc	♂	I_d	66	39	59	12,3	6,5	8,4
21	08. 08. 84	2	Sc	♀	I_d	66	36	55	11,8	6,0	7,1
21	04. 04. 83	1	Sc	♂	III_v	67	37	55	12,0	—	—
22	08. 08. 84	2	Sc	♂	I_d	68	40	59	11,8	6,9	7,3
29	16. 08. 84	2	Sc	♀	III_v	79	33	42	12,0	6,7	8,5
30	16. 08. 84	2	Sc	♂	I_d	73	41	56	11,7	6,0	7,1
33	29. 08. 84	2	Sc	♀	—	72	39	54	11,9	6,2	7,0
34	31. 08. 84	2	Sc	♂	I_d	62	33	53	11,7	6,0	6,3
35	31. 08. 84	2	Sc	♀	I_d	60	38	63	11,8	5,9	5,6
35	07. 08. 83	1	Sc	♂	III_v	63	38	60	12,0	7,5	8,7
36	12. 10. 84	2	Sc	♂	I_d	77	44	57	12,4	6,8	8,4
38	10. 04. 85	1	Sc	♀	II_v	66	35	53	11,9	6,7	9,8
39	11. 04. 85	1	Sc	♂	III_v	68	40	59	12,3	7,2	8,9

Schieblehre, die bis $1/10$ mm Dicke zurückgeschliffen wurde, sowie mit einer Stereolupe mit Strichplatte. Die statistischen Angaben zu wichtigen Meßergebnissen enthalten die Stichprobenumfänge (n), die Mittelwerte ($\bar{x}$), die Variationsbreiten (x_{max}, x_{min}) und die Standardabweichungen (s) (Lorenz 1984; Sachs 1984). Die Signifikanzschranke liegt in dieser Untersuchung bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit (p) von 0,05; das entspricht einer statistischen Sicherheit der überprüften Aussage von 95 %.
Die statistische Sicherheit (S) wird durch folgende Zeichen angegeben:

* $p<0{,}05$;
** $p<0{,}01$;
*** $p<0{,}001$;
**** $p<0{,}0001$.

Einige Mandibel (n = 20; je 10 Stück pro Art) wurden mit einem Projektor bei 30-fach linearer Vergrößerung projiziert und die Umrisse der Silhouetten auf Zeichenpapier übertragen, um die Neigung des Processus coronoideus darzustellen (Abb. 8). Zuerst wurde die Gerade S festgelegt, auf der die ventralsten Punkte (P_1, P_2) des Mandibelastes lagen. Dann wurde von

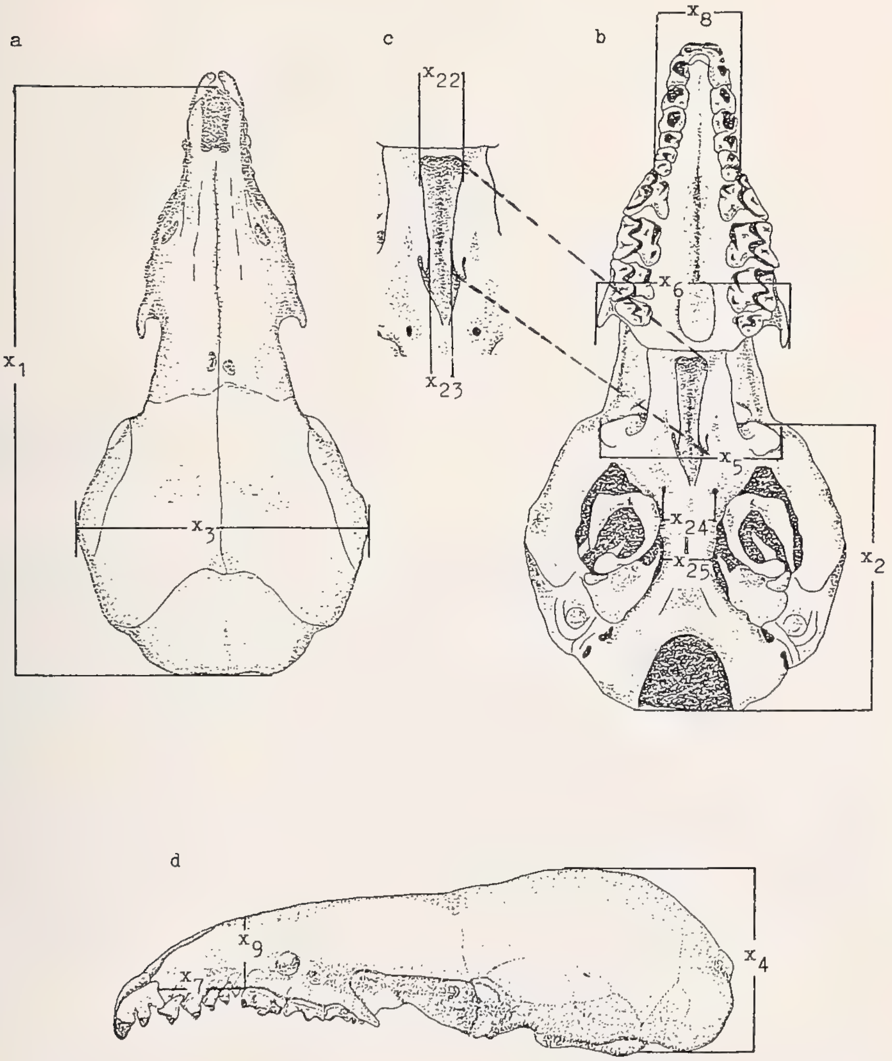


Abb. 1: Gemessene Strecken am Oberschädel (Beispiel: *S. coronatus*). a dorsal, b, c ventral, d lateral.

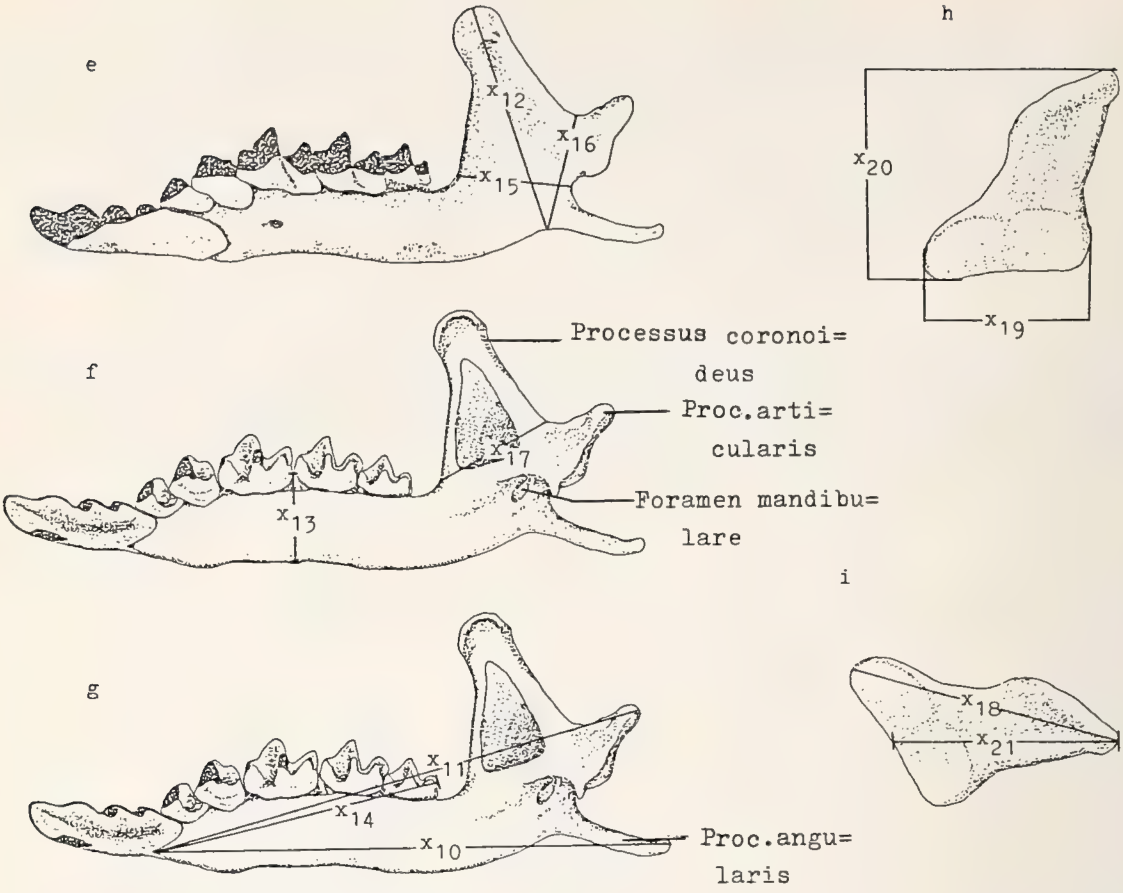


Abb. 2: Gemessene Strecken am Unterkiefer (e, f, g: *S. coronatus*; h, i: *S. araneus*); e labial, f, g lingual, h, i Fläche des rechten Proc. art. von caudal (i: um 90° nach labial gedreht).

dieser Geraden die Strecke a gezeichnet, die in der Originalvorlage bei 30-facher Vergrößerung immer 200 mm Länge hatte und sich mit der Vorderkante des basalen Anteils des Processus coronoideus decken mußte. Im Schnittpunkt von a mit S beginnt die Hypotenuse h, die durch den cranialsten Punkt des Kronenfortsatzes verläuft und auf die Gegenkathete g trifft, die ihrerseits als Lot von a errichtet wurde. Ziel dieser Konstruktion war es, das Verhältnis von Gegenkathete zu Ankathete = g:a zu bilden, um den Tangens des Winkels α zu erhalten. Dazu wurde g gemessen und durch a = 200 mm dividiert.

Die Rückansicht des Processus articularis wurde mit einer Reproduktionseinrichtung (Novoflex-Makrostand) bei Blitzlicht und einem Aufhellschirm fotografiert.

Um die Fellfärbung von Bälgen gleichalter Tiere vergleichen zu können, wurde eine Altersschätzung nach Zahnabnutzung, Funddatum, Schwanzbehaarung und in Einzelfällen auch nach dem Haarkleidtyp vorgenommen.

Die Artzugehörigkeit der Individuen wurde nach den Indexwerten aus Schädel- und Mandibelmaßen, die im Folgenden beschrieben werden, bestimmt.

Ergebnisse

Cytologische Untersuchungen

Der Karyotyp eines *Sorex araneus* ♀ (Nr. 16 in Tab. 1 und in Abb. 3, 5 u. 7 als Dreieck hervorgehoben) konnte als einziges Individuum cytologisch bestimmt werden.

Die Chromosomenzahl des diploiden Satzes beträgt 2n = 24. Davon sind 8 metazentrische und 4 akrozentrische Paare. Abgesehen davon, daß dieser Karyotyp schon numerisch seine Zugehörigkeit zu *Sorex araneus* dokumentiert, ist es außerdem charakteristisch, daß hier die kleinen Chromosomen in ihrer Mehrzahl akrozentrisch sind, während sie bei *S. coronatus* metazentrisch wären.

Morphologie

Körpermaße

In Tab. 1 sind die Maße von Individuen aus dem Bonner Gebiet (Abb. 10) wiedergegeben und in Tab. 2 die arithmetischen Mittel der Körpermaße von Tab. 1. Für *S. araneus* liegen diese durchweg höher als für *S. coronatus*. Ein Vergleich der Mittelwerte ergab signifikante Unterschiede für Schw ($p<0{,}01$) und Hf ($p<0{,}0001$). Für die Bestimmung sind diese Unterschiede nur von geringer Bedeutung, da beachtliche Überschneidungsbereiche ermittelt wurden.

Tabelle 2: Körpermaße der in Tab. 1 aufgeführten Individuen von *Sorex araneus* und *S. coronatus*. n = Stichprobenumfang, $\overline{x}$ = Mittelwert, s = Standardabweichung.

	Sorex ananeus			*Sorex coronatus*		
	n	$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$	s
Kr	14	72	9,19	18	68	5,15
Schw	15	41	3,14	18	38	2,67
%	14	58	6,77	18	56	4,68
Hf	15	13	0,57	18	12	0,27
Ohr	11	7	1,12	17	6,5	0,69
Gew	14	9,1	2,83	17	8	1,23

Färbung der Bälge

Nachdem alle Individuen den Altersklassen I, II und III zugeteilt worden waren (I = jüngste Tiere), konnten die Bälge innerhalb einer Altersklasse zwischen beiden Arten verglichen werden. Sommer- und Winterfelle kamen in den Klassen II und III ausschließlich vor und zu bescheidenen Anteilen auch in Klasse I. Dort dominierten allerdings die typischen Erstlings- oder Jugendkleider, nach denen eine Unterscheidung beider Arten kaum möglich war. Bei Tieren aus dem Zentrum des Hohen Venns waren die Folgekleider beider Arten nicht zu unterscheiden. *S. coronatus* zeigte hier wie *S. araneus* verhältnismäßig breite Schabracken und mittelbraune Flanken, die gegen die dunkle Schabracke ± deutlich abgesetzt waren. Die innerartliche Variabilität war größer als die Unterschiede zwischen den Arten. Bereits im Rurtal (östl. Hohes Venn) war, bei nur einem Individuum je Art, eine schmalere Schabracke bei *S. coronatus* festzustellen, und auch aus Sourbrodt (Hohes Venn) lagen Individuen von *S. coronatus* mit schmalerer Schabracke vor.

S. coronatus aus der Eifel hatten gewöhnlich schmalere und etwas hellere Schabracken und auch hellere Flanken als *S. araneus*. Bei den Tieren vom Niederrhein, dem Bergischen Land und aus dem Bonner Gebiet (Bonn und Umgebung, Kottenforst, Drachenfelser Ländchen, Ersdorf, Siebengebirge etc.) waren die farblichen Unterschiede normalerweise deutlich ausgeprägt. *S. coronatus* besaß hier auffällig schmalere Schabracken und hellere Flanken als *S. araneus*. Nach der Färbung schwierig zu bestimmende Individuen zeigten im Falle von *S. araneus*, daß besonders oberhalb der Vorderextremität die Schabrackengrenze häufig verwischt war, während sie sich bei *S. coronatus* ± scharf von der Seitenfärbung abhob.

Tabelle 3: Schädelmaße (x_1—x_{21}) von *Sorex araneus* und *S. coronatus* aus dem Bonner Gebiet.

Meßstrecke	*Sorex araneus*		*Sorex coronatus*		Signifikanz
	n	$\bar{x} \pm s$	n	$\bar{x} \pm s$	
x_1	56	19,04±0,331 (18,30—19,65)	59	18,58±0,305 (17,95—19,20)	****
x_2	54	8,27±0,199 (7,70—8,65)	60	8,16±0,183 (7,70—8,50)	**
x_3	47	9,49±0,206 (8,90—9,90)	58	9,30±0,179 (8,95—9,70)	****
x_4	54	5,21±0,261 (4,70—5,75)	60	5,07±0,295 (4,35—5,85)	**
x_5	66	5,58±0,155 (5,20—6,00)	76	5,21±0,144 (4,75—5,55)	****
x_6	63	5,39±0,115 (5,10—5,70)	58	5,40±0,147 (5,00—5,80)	—
x_7	68	2,67±0,106 (2,38—2,91)	83	2,54±0,119 (2,13—2,78)	****
x_8	71	2,56±0,105 (2,25—2,80)	84	2,48±0,078 (2,30—2,65)	****
x_9	72	1,74±0,236 (1,50—2,19)	84	1,79±0,142 (1,50—2,31)	—
x_{10}	56	10,18±0,237 (9,60—10,80)	62	9,86±0,231 (9,30—10,40)	****
x_{11}	71	9,72±0,248 (9,05—10,40)	85	9,52±0,21 (9,00—9,85)	****
x_{12}	69	4,55±0,119 (4,30—4,85)	85	4,49±0,116 (4,10—4,75)	**
x_{13}	71	1,56±0,064 (1,44—1,69)	85	1,61±0,062 (1,50—1,75)	****
x_{14}	70	5,84±0,149 (5,34—6,13)	83	5,60±0,131 (5,28—6,00)	****
x_{15}	69	2,16±0,088 (2,00—2,35)	83	2,08±0,082 (1,85—2,25)	****
x_{16}	70	2,21±0,11 (1,90—2,35)	85	2,22±0,091 (1,90—2,40)	—
x_{17}	72	2,38±0,12 (2,19—2,81)	85	2,31±0,103 (2,06—2,69)	***
x_{18}	71	2,19±0,091 (2,00—2,47)	85	2,33±0,086 (2,13—2,50)	****
x_{19}	71	1,39±0,078 (1,28—1,69)	85	1,23±0,051 (1,09—1,34)	****
x_{20}	71	2,04±0,103 (1,80—2,30)	85	2,21±0,096 (2,00—2,40)	****
x_{21}	71	1,77±0,071 (1,59—1,97)	85	1,98±0,083 (1,78—2,25)	****

Im Drachenfelser Ländchen (Abb. 10) gab es auch oberseits fast schwarze Individuen von *S. araneus* und auffällig dreifarbig gefärbte *S. coronatus* mit mittelbraunen Flanken, die hier jedoch im Gegensatz zu solchen aus dem zentralen Hohen Venn merklich schmalere Schabracken als *S. araneus* besaßen. Die Flanken waren bei *S. araneus* und bei *S. coronatus* aus dem Hohen Venn mittelbraun und von der dunklen Schabracke und dem hellen Bauch ± deutlich abgesetzt. Dagegen hatten *S. coronatus* aus der Eifel, dem Bergischen Land, vom Niederrhein und aus dem Bonner Raum im Sommerfell normalerweise aufgehellte bis helle Flanken, deren Kontrast zur Schabracke im Winterfell oft noch ausgeprägter war.

Oberschädel

Die Meßergebnisse zeigen sehr deutliche Unterschiede zwischen beiden Arten. 7 von 9 Meßstrecken (x_1—x_9) sind signifikant unterschiedlich. Keine statistisch gesicherten Unterschiede ließen sich für die Strecken x_6 (= Abstand der Processus zygomatici) und x_9 (= rostrale Höhe) finden, die höhere Mittelwerte für *S. coronatus* ergaben. Die statistische Sicherheit in den Unterschieden der Mittelwerte ist bei x_5 (Abstand der ventralen Gleitflächen der Gelenkgruben am Oberschädel) besonders hoch ($p < 0,0001$).

Bei den meisten Schädelmaßen lagen die Werte für *S. araneus* höher als bei *S. coronatus*, was den in der Regel größeren Körpermaßen von *S. araneus* entspricht. Der Unterschied in der Condylobasallänge (x_1), die bei *S. coronatus* signifikant kleiner war ($\overline{x}$ = 18,58) als bei *S. araneus* ($\overline{x}$ = 19,04), korrespondiert mit dieser Feststellung

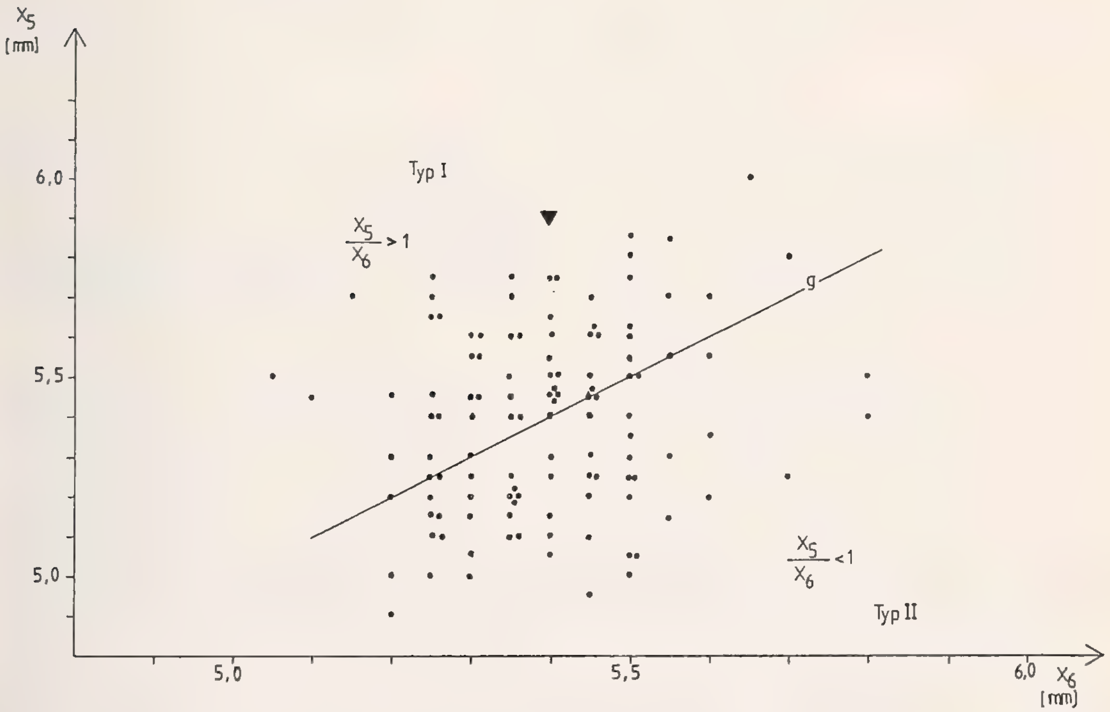


Abb. 3: Punktediagramm der Merkmale x_5 und x_6. $x_5/x_6 > 1$ ist für Typ I (*S. araneus*) charakteristisch, $x_5/x_6 < 1$ für Typ II (*S. coronatus*). Die Gerade g verläuft durch Indexwerte von x_5/x_6 = 1. Das Dreieck gibt die Werte für *Sorex araneus* ♀ Nr. 16 an, das cytologisch bestimmt wurde.

und den Ergebnissen von Olert (1973) und von Lehmann (1955). In die gleiche Richtung weisen auch die höheren Werte des Hirnschädels und der Länge des Rostrums bei *S. araneus*.

Die Werte für die Strecken x_5 (= ventraler Gleitflächenabstand der Gelenkgrube — Facies articularis ventralis glenoidalis) und x_6 (= zygomatische Breite) zeigten, in einem Koordinatensystem gegeneinander aufgetragen, eine Anhäufung um zwei verschiedene Zentren (Abb. 3). Der Quotient x_5/x_6 war bei *S. araneus* >1 und bei *S. coronatus* <1. Allein nach dem Index x_5/x_6 (Sa>1, Sc<1) konnten 90,1 % der Individuen richtig bestimmt werden (Tab. 4).

Tabelle 4: Indexwerte — arithmetische Mittel, Standardabweichungen, Extremwerte und statistische Sicherheit. Zur Herkunft: 1 = Rheinland (Bonn: Venusberg, Melbtal, Kottenforst, Ersdorf, Altendorf und Siebengebirge), 2 = Rheinland wie 1 incl. Hohes Venn, Eifel, Niederrhein, Aachen, Düren, Nord- und Süddeutschland, Schweiz, Frankreich, Skandinavien). Genauere Fundortbeschreibungen mit Stichprobenumfängen in Tabelle 10 und 11.

Index	Herkunft	*S. araneus* n	*S. araneus* $\bar{x}\pm s$	*S. coronatus* n	*S. coronatus* $\bar{x}\pm s$	Signifikanz
x_5/x_6	1	61	1,04±0,027 (1,00−1,11)	58	0,96±0,025 (0,90−1,00)	99,99 %
x_{21}/x_{19}	1	71	1,27±0,067 (1,11−1,45)	85	1,61±0,08 (1,44−1,83)	99,99 %
$\frac{x_{21}/x_{19}}{x_5/x_6}$	2	169	1,26±0,083 (1,06−1,51)	123	1,68±0,115 (1,44−2,09)	99,99 %

Darüber hinaus wurden 20 Schädel aus dem Rheinland, 18 aus der Schweiz und 2 aus Frankreich verglichen und nach morphologisch verschiedenen Strukturen betrachtet. Bei den schweizerischen und den französischen Individuen handelte es sich um cytologisch bestimmte Exemplare. Auch hier hatte *S. araneus* die größe mittlere Condylobasallänge. Während die rheinischen Tiere signifikant unterschiedliche x_1-Werte zwischen den Arten zeigten ($\bar{x}_{Sa} = 18{,}99$, $\bar{x}_{Sc} = 18{,}46$), war dies bei den Schweizer Tieren nicht der Fall ($\bar{x}_{Sa} = 19{,}47$, $\bar{x}_{Sc} = 19{,}13$).

Die Condylobasallängen (x_1) der Schweizer Individuen lagen bei beiden Arten deutlich über den ermittelten Werten für rheinische Tiere. In der Choanenweite (x_{22}) wies die rheinische Stichprobe ebenfalls artlich signifikante Unterschiede auf ($\bar{x}_{Sa} = 0{,}89$, $\bar{x}_{Sa} = 0{,}97$), während diese bei Schweizer Individuen nicht gesichert werden konnten. Immerhin hatten auch dort *S. coronatus* ($\bar{x} = 0{,}99$) im Mittel größere Choanenweiten als *S. araneus* ($\bar{x} = 0{,}93$). Dagegen zeigten die zwei Arten aus beiden Stichproben signifikante Unterschiede im Abstand der Foramina vascularia (x_{24}):

	S. araneus	*S. coronatus*
Rheinland	$\bar{x} = 1{,}29$	$\bar{x} = 1{,}52$
Schweiz	$\bar{x} = 1{,}28$	$\bar{x} = 1{,}53$

Tendenziell hatten *S. coronatus* längere Processus zygomatici, einen zierlicheren caudalen Teil des Anulus tympanicus und ein weites und rundes Foramen magnum (bei *S. araneus* enger und spitzer) (Abb. 4).

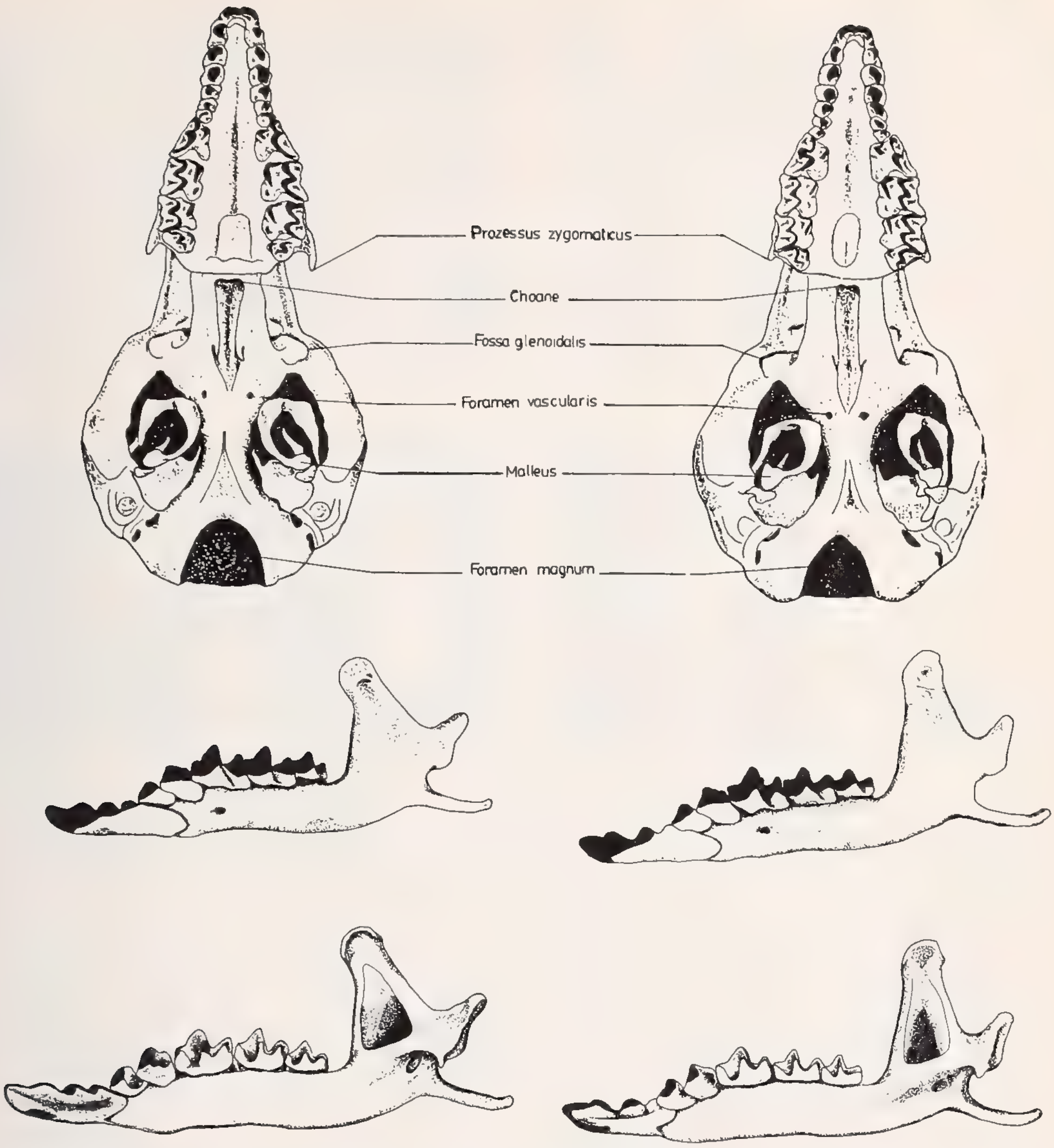


Abb. 4: Unterschiede am Schädel. Oberschädel: links *S. coronatus*, rechts *S. araneus*. Mandibel: links *S. coronatus*, rechts. *S. araneus*; oben von labial, unten von lingual.

Mandibel
Hier konnten bei 11 von 12 gemessenen Strecken ($x_{10}-x_{21}$) signifikante Unterschiede zwischen den Arten ermittelt werden. Nicht gesichert werden konnte x_{16} (= Postcoronarhöhe), die allerdings im Mittel bei *S. coronatus* größer war als bei *S. araneus*. Die statistische Sicherheit lag besonders hoch bei x_{14}(= Länge der unteren Zahnreihe) und den Meßstrecken am Condylus ($x_{18}-x_{21}$). Signifikant höhere Werte für *S. coronatus* ergaben die Stecken x_{13} (= Unterkieferhöhe) sowie die Strecken am Condylus x_{18} (= Gelenkkopfdiagonale), x_{20} (= Gelenkkopfhöhe, lingual) und x_{21} (= Gelenkkopfhöhe, labial) während die übrigen Mandibelstrecken mit Ausnahme von x_{16} gesichert höhere Werte bei *S. araneus* hatten.

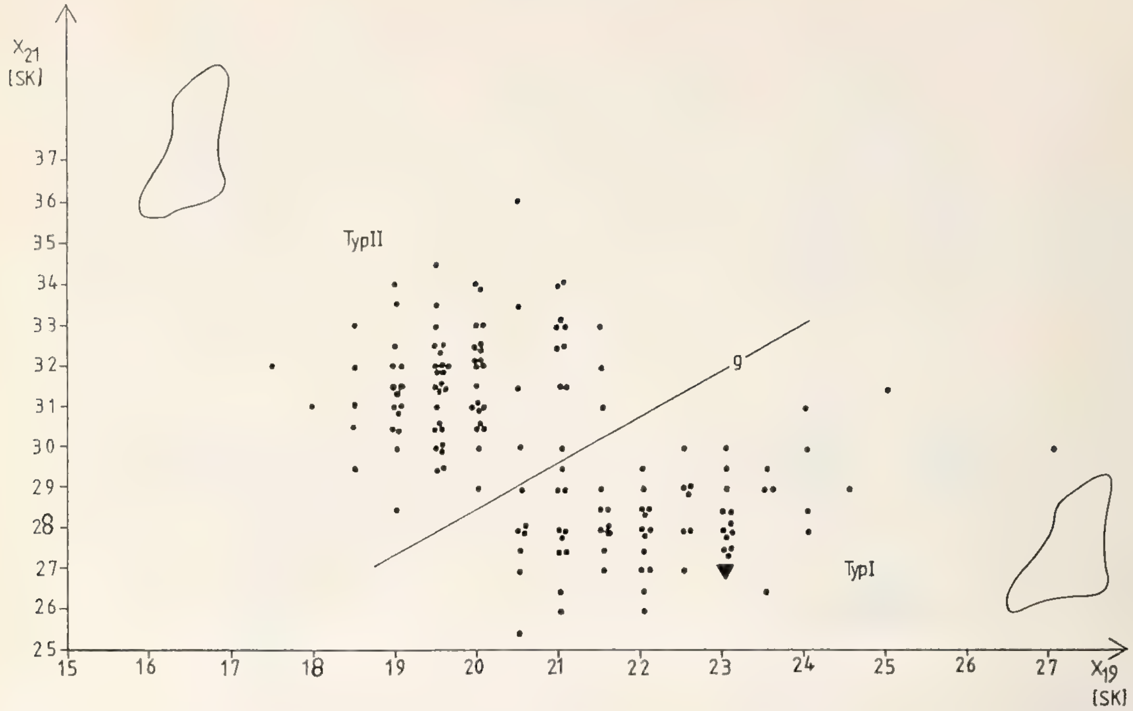


Abb. 5: Punktediagramm der Merkmale x_{19} und x_{21}. SK = Skalenteile (1 SK = 0,0625 mm). Die Gerade g ist willkürlich gezeichnet und trennt die Punktewolken für beide Typen (Typ I = *S. araneus*, Typ II = *S. coronatus*).

Auf proportionale Unterschiede der Condyli in Rückansicht zwischen beiden Arten wies Pieper (1978) bei osthessischen Individuen hin. Eine Überprüfung dieses Merkmales bei rheinischen Tieren ergab, daß sich mit Hilfe der Meßstrecken x_{19} (= Gelenkkopfbasislänge) und x_{21} tatsächlich zwei Morphen des Processus articularis beschreiben lassen. Beide Größen ergeben in einem Koordinatensystem (Abb. 5) zwei getrennte Punktewolken. Zur Charakterisierung der Gelenkfortsatztypen wurde der Quotient x_{21}/x_{19} gebildet. Für *S. araneus* wurden Mittelwerte von 1,27 und für *S. coronatus* von 1,61 errechnet (Tab. 4). Oft gelang es durch bloßes Betrachten der Caudalfläche des Processus articularis, die Individuen richtig zu bestimmen. Drei Beispiele pro Art zeigt Abb. 6.

Zur Gewinnung eines „arttypischen Bildes" wurden je 10 Caudalflächen mit Indexwerten, die um den errechneten Mittelwert lagen, übereinander projiziert. Das ergab eine mittlere, für die Art bezeichnende Umrißlinie (Abb. 6). *S. araneus* hatte einen niedrigen, breiten, *S. coronatus* einen hohen, schmalen Condylus. Der Verlauf der Grenze variierte intraspezifisch recht deutlich. Während die labiale Kante gerade, dies besonders bei *S. coronatus*, oder eingebuchtet sein konnte, verlief die linguale Seitenlinie durchweg geschwungen. Eine entsprechende Vielförmigkeit traf ebenso auf die ventrale Kante zu, die die Basis des Gelenkfortsatzes begrenzt (Abb. 6).

Nach dem Index x_{21}/x_{19} konnten bei einer Variationsbreite von 1,11—1,51 für *S. araneus* und 1,44—1,83 für *S. coronatus* 93,4 % der untersuchten Individuen richtig bestimmt werden. Wie aus den Abbildungen 3 und 5 hervorgeht, hatte der Index x_{21}/x_{19} bei der Bestimmung eine größere Zuverlässigkeit als der Index x_5/x_6. Wenn beide Merkmale kombiniert werden, kann eine noch höhere Trennwirkung erzielt werden (Abb. 7).

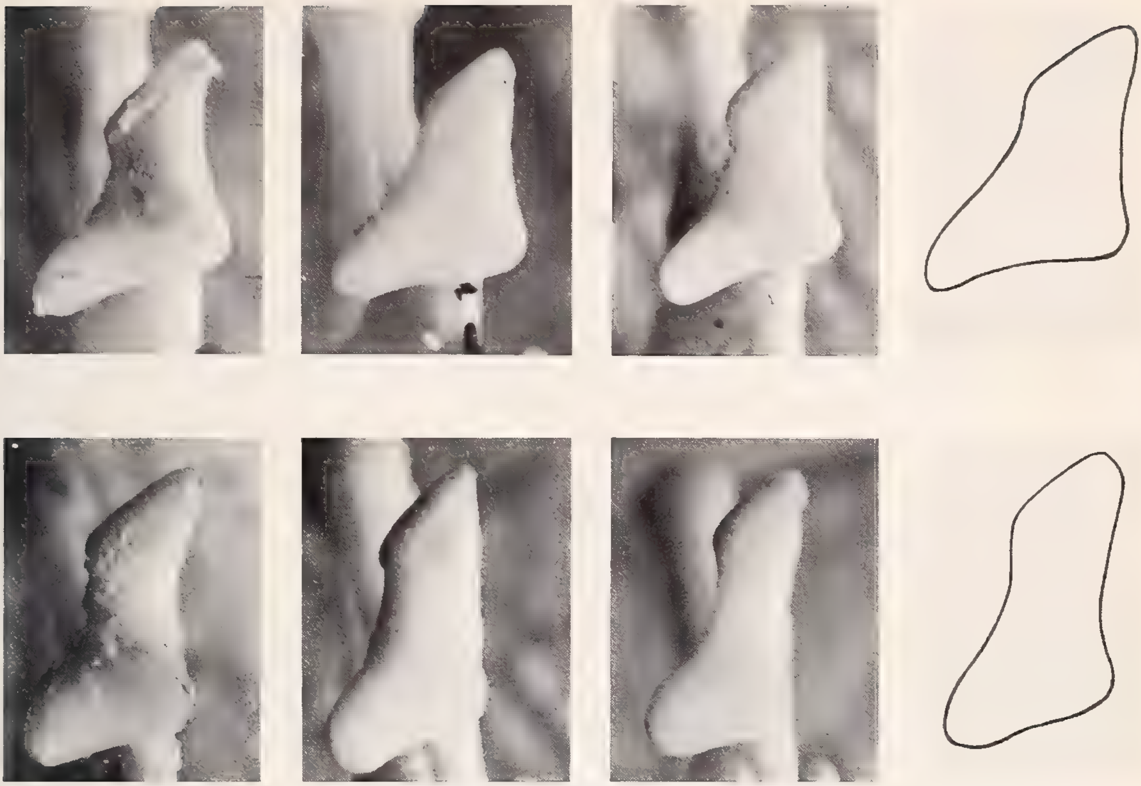


Abb. 6: Processus articularis von caudal. Oben *S. araneus* (Indexwerte x_{21}/x_{19} von links nach rechts 1,13; 1,22; 1,32). Unten *S. coronatus* (Indexwerte x_{21}/x_{19} von links nach rechts 1,55; 1,64; 1,83). Rechts durch Überlagerung konstruierte Idealformen.

Nachdem aus beiden zuvor beschriebenen Indices der neue Index $x_{21}/x_{19}:x_5/x_6$ gebildet wurde, lagen die Mittelwerte für beide Arten noch weiter auseinander als bei dem Index x_{21}/x_{19}, und sie konnten gleichfalls auf einem hohen Signifikanzniveau statistisch gesichert werden (Tab. 4). Die Zuverlässigkeit der Bestimmung wurde auf diese Weise auf 96,2 % richtig bestimmter Individuen gesteigert.

Entsprechend den Oberschädeln aus dem Rheinland (n = 20), aus der Schweiz (n = 18) und Frankreich (n = 2) wurden auch die Mandibel nach weiteren morphologischen Merkmalen untersucht. Es zeigte sich, daß das Foramen mandibulare (Abb. 2) bei beiden Arten gewöhnlich in Zweizahl auftrat und bisweilen, besonders bei der Schweizer Stichprobe, auch in Einzahl. Häufig hatte *S. araneus* ein auffällig vergrößertes vorderes Foramen mandibulare, und rheinische *S. coronatus* besaßen oft ein vergrößertes hinteres Foramen.

Ein uneinheitliches Bild bot sich in den Fällen, in denen nur ein Foramen mandibulare vorkam. Es konnte keine Aussage darüber gemacht werden, welches der beiden Foramina fehlte.

Der Processus articularis war dorsal, von labial gesehen, in der Regel bei *S. coronatus* stärker caudad ausgezogen als bei *S. araneus* (Abb. 4).

Unterschiede zwischen beiden Arten konnten auch in der Neigung des Processus coronoideus festgestellt werden. Während dieser bei *S. araneus* normalerweise gerade oder schwach nach vorne geneigt war (in einem Fall bei einem Schweizer Individuum

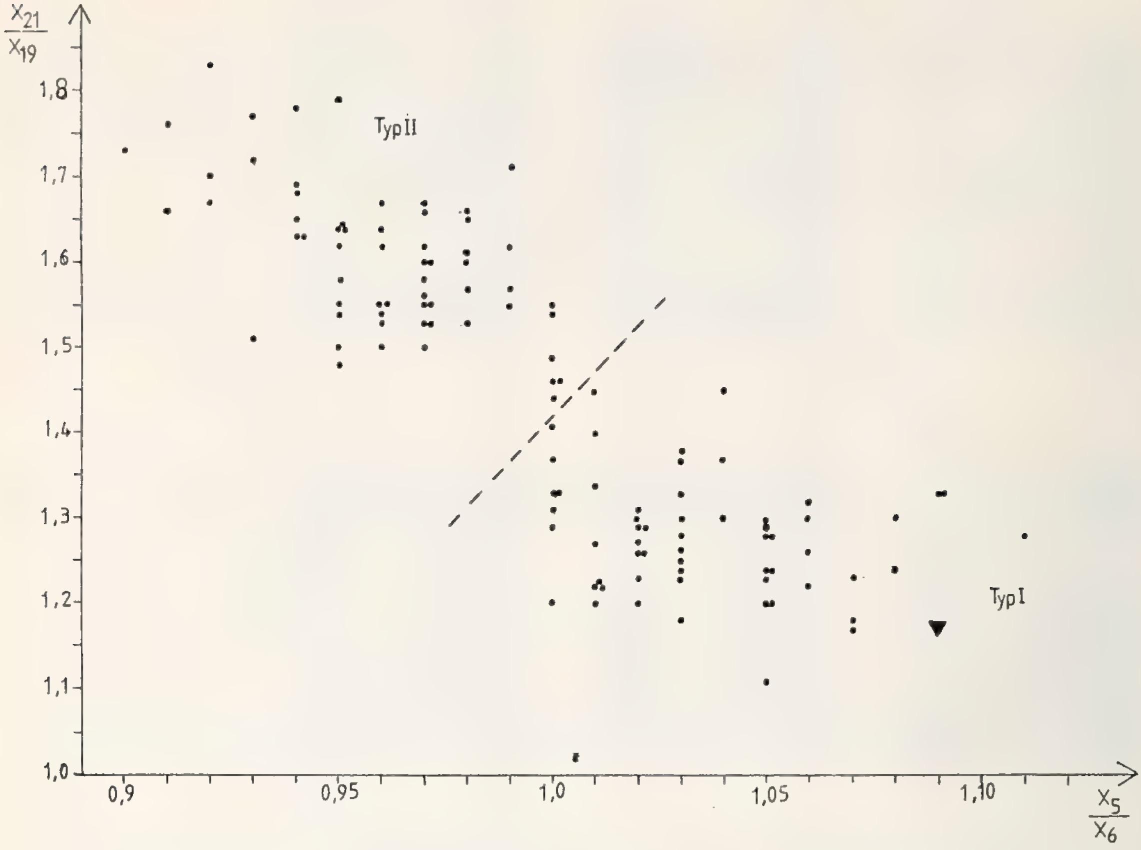


Abb. 7: Punktediagramm der Merkmalskombination aus x_{21}/x_{19} und x_5/x_6. Die gestrichelte Linie ist willkürlich gezeichnet und trennt beide Punktewolken.

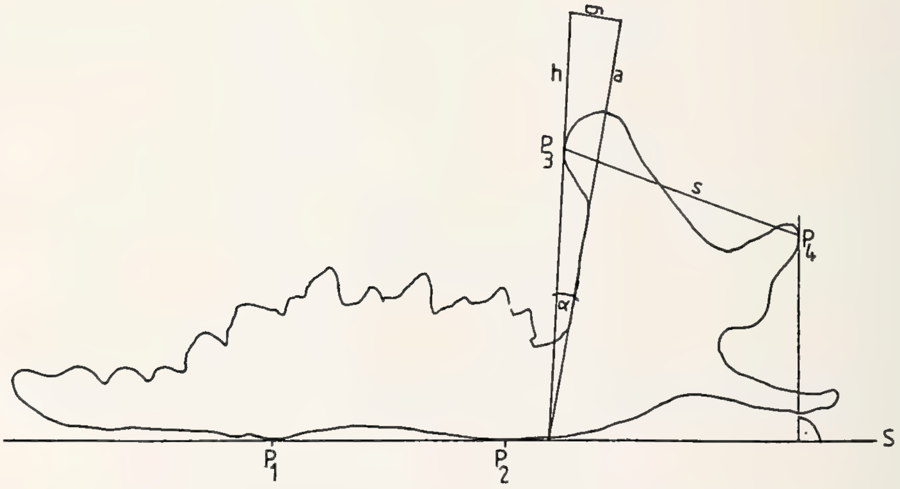


Abb. 8: Silhouette einer linken Unterkieferhälfte von *Sorex coronatus*. P_1, P_2 = ventralste Punkte der UK-Hälfte; a = Ankathete (= 200 mm in Originalvorlage), g = Gegenkathete, h = Hypotenuse, S = Gerade, P_3 = Schnittpunkt von h im cranialsten Punkt des Kronenfortsatzes; P_4 = Schnittpunkt des Lotes von S im caudalsten Punkt des Gelenkfortsatzes; s = Strecke von P_3 zu P_4.

sogar nach hinten orientiert), hatten *S. coronatus* gewöhnlich ± deutlich nach vorne geneigte Kronenfortsätze.

Die Mittelwerte für tan α waren bei *S. araneus* und *S. coronatus* etwas über dem 5 % Niveau signifikant von 0 verschieden. Voneinander waren sie bei $p > 20$ % nicht signifikant verschieden.

Zusammenfassung der morphologischen Unterschiede zwischen *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland

Merkmalskomplexe	*S. araneus*	*S. coronatus*
1. Körpermaße Kr, Schw, %, Hf, Ohr, Gew	Mittelwerte größer als bei *S.c.*	Mittelwerte kleiner als bei *S.a.*
2. Färbung (Gilt nicht für Hohes Venn, wo kaum ein Unterschied besteht)	Schabracke ± breit und oberhalb der Vorderextremität meist verwischte Grenze zur Flanke.	Schabracke ± schmal und häufig etwas heller; oberhalb der Vorderextremität ± scharfe Grenze zur Flanke.
	Flanken mittelbraun und gewöhnlich ± deutlich zur Schabracke und zur Bauchseite abgesetzt.	Flanken häufig hellbraun oder heller (wie Ventralseite) und zur Schabracke sehr deutlich abgesetzt. Bisweilen auch typisch dreifarbige Individuen mit schmaler Schabracke.
3. Schädel	Signifikant höhere Werte in den meisten Schädelmaßen; Ausnahmen: Rostrumhöhe, Jochbogenfortsatzabstand.	Signifikant kleinere Werte in den meisten Maßen; größerer Jochbogenfortsatzabstand (x_6) und höheres Rostrum (x_9).
Index x_5/x_6	>1	<1
Choane (x_{22})	Enger ($\bar{x} = 0{,}89$)	Weiter ($\bar{x} = 0{,}97$)
Foramen vasculare (x_{24})	Abstand enger ($\bar{x} = 1{,}29$)	Abstand weiter ($\bar{x} = 1{,}52$)
Processus zygomaticus	Häufig kürzer	Häufig länger
Caudaler Teil des Anulus tympanicus	Massiv	Zierlich
Foramen magnum	Eng und spitz	Weit und rund
4. Mandibel	Länger, mit größerer Coronarhöhe (x_{12})	Kürzer, mit kleinerer Coronarhöhe
Untere Zahnreihe	Länger	Kürzer
Unterkieferhöhe (x_{13})	Kleiner	Größer
Condylus	Niedrig und breit	Hoch und schmal

Indices (x_{21}/x_{19}, $\frac{x_{21}/x_{19}}{x_5/x_6}$ (Tab. 4)	Kleiner	Größer
Vorderes Foramen mandibulare	Häufig vergrößert	—
Hinteres Foramen Mandibulare	—	Häufig vergrößert
Processus articularis	—	In der Regel caudad deutlich verlängert
Processus coronoideus	Gerade oder schwach nach vorn geneigt.	Meist deutlich nach vorn geneigt.

Verbreitung

Aus Tab. 5 können die Fundgebiete, die Anzahl der Individuen beider Arten und deren zahlenmäßiges Verhältnis je Fundort entnommen werden. Serien mit mindestens 4 Spitzmäusen enthielten durchweg beide Arten. Im Siebengebirge, in der Voreifel bei Ersdorf-Altendorf und in der Eifel war das Verhältnis der beiden Arten nahezu 1:1. Höhere *S. coronatus*-Anteile ergaben die Fundgebiete Kottenforst-Ville (1,5:1), das Bergische Land (2:1) und der Niederrhein (3:1), mehr an *S. araneus* allein das Hohe Venn. Die Lage der Fundorte zeigen die Abb. 9 und 10. Die östlichsten

Tabelle 5: Anzahl der Individuen von verschiedener Herkunft und Anteile beider Arten in einer Stichprobe.

Fundgebiet	Habitat	*Sorex araneus*	*Sorex coronatus*	ungefähres Zahlenverhältnis von Sa : Sc
Siebengebirge	Erlenbruch	14	15	1 : 1
Kottenforst-Ville bei Bonn	Erlenbruch, Bachufer, Wald u. Waldrand	32	46	1 : 1,5
Drachenfelser Ländchen	Waldrand, Graben im Kulturland	3	1	—
Ersdorf-Altendorf		31	36	1 : 1
Bunte Kuh a. d. Ahr		3	—	—
Rengsdorf a. d. Wied		—	1	—
Bergisches Land		7	13	1 : 2
Eifel	Bachrand, Sumpf, Wiesen und Feldgehölz	9	8	1 : 1
Hohes Venn	Hochmoor, Bachrand, Wald mit Lichtung u. Kahlschlag	52	24	2 : 1
Aachen — Düren	Schneise im Fichtenwald, Kulturland	2	4	—
Niederrhein		4	13	1 : 3

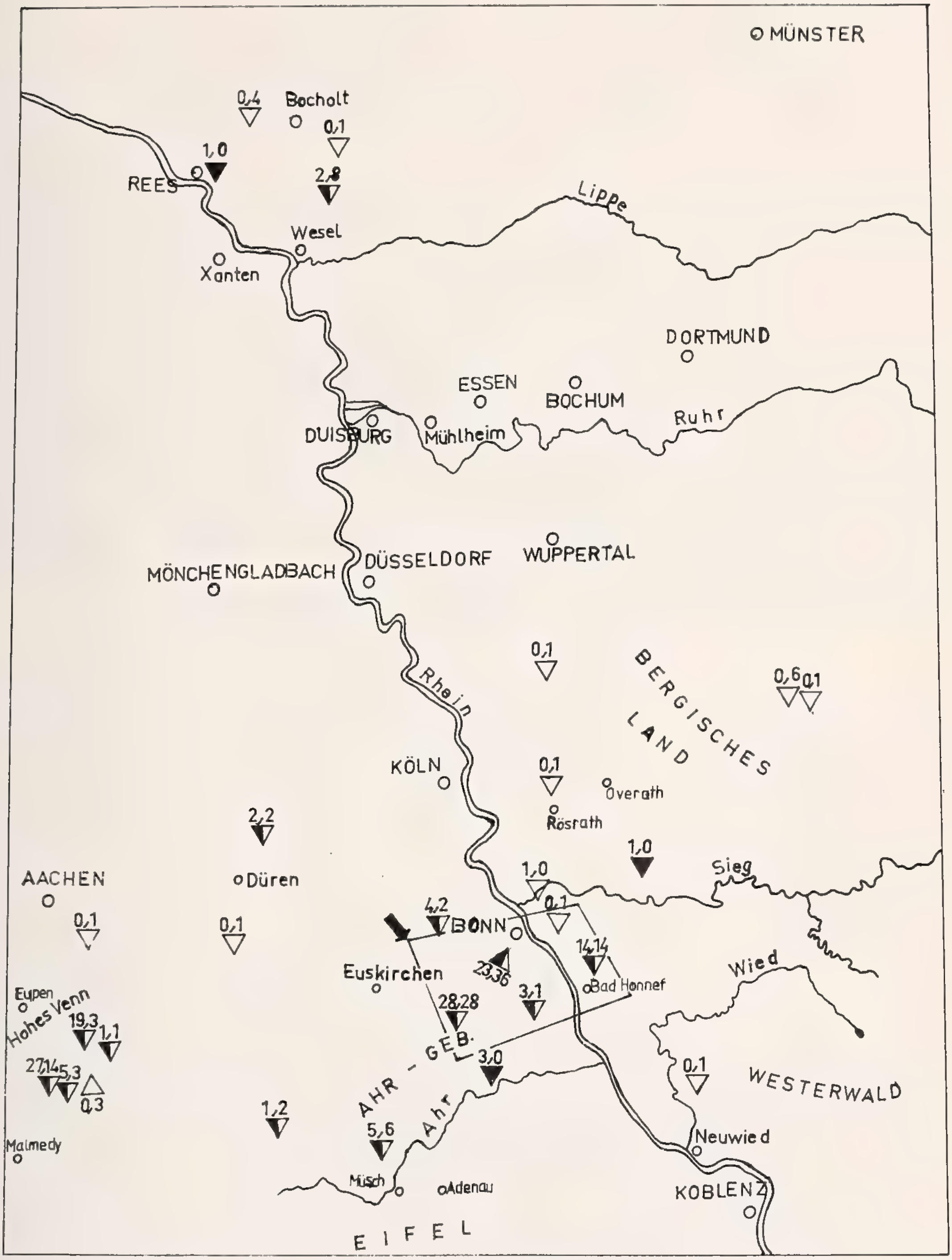

MÜNSTER
0,4
Bocholt
0,1
1,0
2,8
REES
Lippe
Wesel
Xanten
DORTMUND
ESSEN
BOCHUM
Ruhr
DUISBURG
Mühlheim
MÖNCHENGLADBACH
DÜSSELDORF
WUPPERTAL
0,1
BERGISCHES LAND
0,6
0,1
Rhein
KÖLN
0,1
Overath
Rösrath
2,2
1,0
Sieg
AACHEN
Düren
1,0
4,2
0,1
BONN
0,1
0,1
14,14
Euskirchen
23,36
3,1
Bad Honnef
Wied
Eupen
Hohes Venn
19,3
1,1
28,28
AHR - GEB.
3,0
27,14
5,3
0,3
0,1
WESTERWALD
1,2
Ahr
5,6
Malmedy
Neuwied
Müsch
Adenau
KOBLENZ
EIFEL

Abb. 9: Untersuchte Fundgebiete von *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland. Hell: *S. coronatus*, dunkel: *S. araneus;* Anzahl der Individuen: Zahlen vor dem Komma = Sa, hinter dem Komma = Sc. Viereck mit Pfeil: eigenes Sammelgebiet (in Abb. 10 vergrößert).

Fundgebiete lagen bei Pernze und Rengse zwischen der Bundesautobahn A 45 und Bergneustadt im Ostteil des Bergischen Landes. Hier fanden sich ausschließlich *S. coronatus*, die östliche Verbreitungsgrenze von *S. coronatus* im Rheinland ist also noch nicht erreicht. Das nächst westlich gelegene Fundgebiet war Rengsdorf a. d. Wied im Westerwald, wo ebenfalls *S. coronatus* vorkam. Auch die Angabe von Hutterer & Vierhaus (1984), nach der die östliche Verbreitungsgrenze von *S. coronatus* durch Ostwestfalen verläuft, läßt vermuten, daß ich östlichste Vorkommen von *S. coronatus* für das Rheinland noch nicht erfaßt habe. Im Südwesten lagen die Sammelgebiete aus dem Hohen Venn. Ein besonders hoher Anteil von *S. araneus* war hier für die eigentlichen Hochmoorgebiete in Belgien (Baraque Michel, Mont Rigi und Brackvenn bei Mützenich) bezeichnend, während bei Sourbrodt (Belgien) und im Randbereich am Reichenstein (Rurtal, deutsche Seite) trotz kleiner Stichprobenumfänge erkennbar war, daß der Anteil von *S. coronatus* wieder zunahm.

Die Zahlenverhältnisse von *S. araneus* zu *S. coronatus* waren für Baraque Michel 27:14, für Mützenich 19:3, für Sourbrodt 5:3, für Reichenstein 1:1 und für Rurtal 0:3. Faßt man Sourbrodt, Reichenstein und Rurtal zusammen, so ergibt sich ein ähnliches Zahlenverhältnis von *S. araneus* : *S. coronatus* (6:7), wie es auch am Aremberg/Eifel (5:6) oder im Bonner Raum angetroffen wurde.

Abb. 10 zeigt vergrößert den durch einen Pfeil in Abb. 9 gekennzeichneten Kartenausschnitt: Dargestellt sind Fundorte aus der Umgebung von Bonn. Alle größeren Stichproben ($\geq$ 4) enthielten auch hier beide Arten, und es muß angenommen werden, daß im Bonner Gebiet syntope Vorkommen die Regel sind.

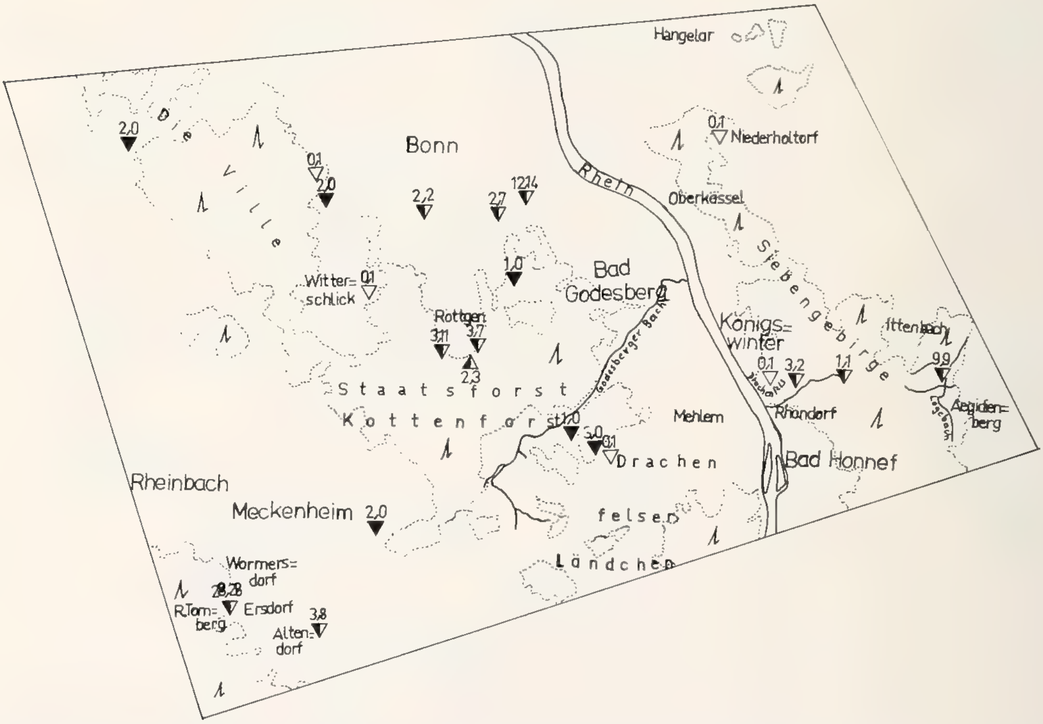

Hangelar
0,1 Niederholtorf
Bonn
Rhein
Oberkassel
Die Ville
2,0
0,1
2,0
2,2
2,7
12,14
1,0
Witter= schlick 0,1
Bad Godesberg
Godesberger Bach
Siebengebirge
Königs= winter
Ittenbach
Rottgen
3,11
3,7
2,3
Staatsforst Kottenforst
0,1
3,2
1,1
9,9
Rhöndorf
Aegidien= berg
Mehlem
1,0
3,0
0,1
Drachen felsen
Bad Honnef
Rheinbach
Meckenheim 2,0
Ländchen
Wormers= dorf
28,28
R.Tom= berg
Ersdorf
3,8
Alten= dorf

Abb. 10: Fundgebiete von *S. araneus* und *S. coronatus* im Bonner Raum. Zeichen wie in Abb. 9. Die punktierten Linien umschließen größere Gehölze und Waldgebiete.

Das Fehlen von Fundstellen in der Ebene unmittelbar am Rhein resultiert daraus, daß diese Bereiche dicht bebaut sind und Sorex-Arten hier bisher tatsächlich nicht gefangen wurden (Stadtgebiet Bonn, Bad Honnef und Rheinufer bei Rhöndorf). Dafür war hier *Crocidura russula* häufig. Über das häufige Auftreten der Hausspitzmaus im Bonner Rheintal berichtete bereits von Lehmann (1969). Auch die überprüften Tiere aus anderen Sammlungen stammen nicht aus dem Rheintal.

Eine Bevorzugung bestimmter Höhen über NN konnte bei keiner der beiden Arten festgestellt werden. Die Fundgebiete liegen zwischen 100 und 600 m NN.

Niederschläge

Um die Frage nach möglichen Einflüssen der jährlichen Niederschlagshöhe auf die Vorkommen beider Arten zu klären, wurden die Fundorte mit der im Hydrologischen Atlas der Bundesrepublik Deutschland angegebenen Niederschlags-Verteilung verglichen (Tab. 6).

Weniger als 600 mm Niederschläge erhält die Umgebung von Düren, aus der je zwei *S. araneus* und *S. coronatus* untersucht wurden. Die Mehrzahl der Herkunftsorte lag zwischen Isohyeten von 600—800 mm Niederschlagshöhe. Hier war das Zahlenverhältnis der Arten ≥1 zugunsten von *S. coronatus*.

Im Hohen Venn überwog *S. araneus* bei mittleren Niederschlägen zwischen 1000 und 1400 mm. In Regionen hoher Niederschläge scheint also der Anteil von *S. araneus* höher zu liegen.

Tabelle 6: Übersicht von Fundorten und mittleren jährl. Niederschlagshöhen bezogen auf die proportionalen Anteile beider Arten je Stichprobe.

Verhältnis *S. araneus / S. coronatus*	Niederschlagshöhe mm	Fundgebiet
2 : 1	1200 — 1400 bzw. 1000 — 1200	Hohes Venn
1 : 1	800 — 1000 bzw. 600 — 800	Siebengebirge
1 : 1	600 — 800	Bonn und Umgebung
1 : 1	600 — 800	Aremberg / Eifel
1 : 1,5	600 — 800	Kottenforst-Ville
1 : 2	800 — 1000	Bergisches Land
1 : 3	600 — 800	Niederrhein

Temperatur

Darüber hinaus war es von Interesse, ob sich Beziehungen zwischen der Jahresdurchschnittstemperatur und den Vorkommen beider Arten feststellen lassen. Als Vergleichsgröße wurde die mittlere wirkliche Lufttemperatur in °C aus dem Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen und dem Klima-Atlas von Rheinland-Pfalz angegeben (Tab. 7). Die mittlere wirkliche Lufttemperatur ist einmal für die Vegetationsperiode Mai—Juli und für das Jahr für die Periode 1891—1930 tabelliert worden.

Im Hohen Venn konnten nur die Werte der deutschen Seite aus dem Atlas gelesen werden. Möglicherweise liegen diejenigen aus dem belgischen Hochmoorgebiet um Baraque Michel noch etwas darunter. Die niedrigsten Temperaturen aller Untersuchungsgebiete herrschen im Hohen Venn mit dem höchsten Prozentsatz an *S. araneus*. Die zweitniedrigste Temperatur wurde im Osten des Bergischen Landes gefunden, wo allerdings nur *S. coronatus*-Vorkommen in der Stichprobe registriert wurden. In den anderen Gebieten lag das Temperaturniveau höher, und die Anteile beider Arten waren ausgeglichen (Siebengebirge, Ersdorf), oder *S. coronatus* hatte ein Übergewicht (Kottenforst, Bergisches Land, Niederrhein).

S. araneus hatte demnach im Hohen Venn mit den niedrigsten Durchschnittstemperaturen und den größten Niederschlagshöhen seinen höchsten Anteil und *S. coronatus* demgegenüber am Niederrhein mit vergleichsweise hohen Durchschnittswerten für die Temperatur und geringen für die Niederschläge.

Tabelle 7: Übersicht von Fundorten und mittlerer wirklicher Lufttemperatur bezogen auf die proportionalen Anteile beider Arten je Stichprobe.

Verhältnis *S. araneus / S. coronatus*	*Lufttemperatur* °C Mai—Juni	Jahr	Fundgebiet
2 : 1	12 — 13	6 — 7	Hohes Venn, deutsche Seite
1 : 1	14 — 15	8 — 9	Siebengebirge
1 : 1	14 — 15	8 — 9	Ersdorf
1 : 1,5	15 — 16	9 — 10	Kottenforst-Ville
1 : 2	± 13	7 — 8	Berg. Land Ost
1 : 2	14 — 15	9 — 10	Berg. Land West
1 : 2	15 — 16	9 — 10	Königsforst
1 : 3	15 — 16	9 — 10	Niederrhein

Habitate

Der Großteil der eigenen Fänge stammte aus dem Siebengebirge und dem Kottenforst. Gute Ausbeuten konnten in Lebensstätten erzielt werden, die innerhalb von Erlenbrüchen lagen oder an diese anschlossen.

Siebengebirge

In einem Bruchwald entlang des Logebaches (Abb. 10) bei ca. 200 NN mit dichter Bodenvegetation fingen sich 9 *S. araneus* und 9 *S. coronatus*. Zu Beginn des Rhöndorfer Tales unweit vom Drachenfels konnten auf Ödland und an Wegeböschungen 4 *S. coronatus* gesammelt werden, und mehr im Waldesinnern an Böschungen und auf Lichtungen 3 *S. araneus*.

Kottenforst/südl. Bonn

Bei Röttgen (ca. 165 NN) wurden in einem Bruchwald mit sehr tiefgründigem morastigen Untergrund und üppiger Krautschicht ebenfalls syntope Vorkommen von *S. araneus* und *S. coronatus* festgestellt (3:7). Hier wie auch im Siebengebirge fingen sich beide Arten gelegentlich in derselben Lebendfalle.

Ersdorf/südwestl. Bonn

Auf der Grundlage der Habitatsbeschreibungen nach von Lehmann (1955) ergab das vorliegende Material (n = 52) bei ca. 260 NN größenteils syntope Vorkommen beider Arten. Es handelte sich bei diesen Lebensstätten zumeist um Gebüsch- und Niederwaldstreifen, die sich durch trockenes bis mäßig feuchtes Wiesengelände zogen (von Lehmann 1955). Allerdings gab es auch Anzeichen für eine räumliche Trennung der Arten. In einer Korbweidenanpflanzung überwog der Anteil von *S. coronatus* sehr deutlich (5 *Sc* : 1 *Sa*), und ein völlig trockener Gebüschstreifen nahe einem Wohnhaus beherbergte ausschließlich *S. coronatus* (11 Ind.). Andererseits trat an einem Wiesenweg mit Wassergraben, Gestrüppzone, Gebüschstreifen und feuchter Pfeifengraswiese (*Molinia coerulea*) *S. araneus* stärker in Erscheinung (9 *Sa* : 2 *Sc*).

Drachenfelser Ländchen
Je acht Vertreter pro Art wurden nach ihrem Fundort verglichen (Fundortbeschreibungen nach Terhardt 1986):

	S. araneus	*S. coronatus*
Wald- oder waldnahe Lebensräume		
— trocken	1	1
— feucht	2	—
Offene Landschaft, meist Kulturland		
— mit Strauch, Baum oder Feldgehölz	5	2
— Anpflanzung mit Jungeichen	—	1
— völlig frei, nur niedrige Vegetation, z. B. Grasstreifen	—	4

Eifel und Bonn
19 *S. araneus* und 7 *S. coronatus* wurden bezüglich ihrer Lebensstätte verglichen. Hier waren keine merklichen Unterschiede in der Habitatwahl zwischen den zwei Arten erkennbar.

Es ist bemerkenswert, daß *S. coronatus* größere Bereitschaft zeigte, offenes Kulturland fern von Waldungen und trockenere Reviere zu besiedeln, und dort zuweilen in Nachbarschaft des Menschen angetroffen wurde. Dennoch ist beiden Arten die Präferenz für Feuchthabitate wie Sümpfe, Bruchwälder und Bachränder gemeinsam.

Diskussion

Obwohl *S. araneus* größer als *S. coronatus* ist (Tab. 2), konnten von Körpermaßen nur die Unterschiede der absoluten Schwanzlänge (Schw) und der Hinterfußlänge (Hf) statistisch gesichert werden. Auf die gute Meßbarkeit der Schwanzlänge wies bereits Ohlert (1973) hin. Nach Röben (1968) sind die Körperanhänge wenig abhängig von Alter und Jahreszeit. Demgegenüber unterliegen die Kopfrumpflänge (Kr) und das Gewicht (Gew) alters- und jahreszeitlich bedingten Schwankungen (Borowski & Dehnel 1952), und darüber hinaus besteht zwischen der Stärke des winterlichen Gewichtsverlustes und den Temperaturen des besiedelten Gebietes eine Proportionalität (Niethammer 1956). Offenbar erklärt dies die beachtlichen Schwankungen einiger Körpermaße wie etwa der Kopfrumpflänge (Kr).

Bei einem Stichprobenumfang von 236 Individuen aus dem Rheinland ließen sich für *S. araneus* höhere absolute Schwanzlängen (Schw) sichern (Tab. 8). Während Olert (1973) zwar ebenso Unterschiede in den Mittelwerten feststellen, diese aber nicht sichern konnte, fand Ott (1968) bei Schweizer Material gleichfalls signifikante Unterschiede.

Im gesamten Bonner Gebiet (Siebengebirge, Drachenfelser Ländchen, Voreifel und Bonn) sowie im Bergischen Land und in der Eifel unterscheiden sich *S. araneus* und *S. coronatus* normalerweise sowohl im Winter- als auch im Sommerfell recht gut.

Tabelle 8: Die absolute Schwanzlänge von *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* aus verschiedenen Herkunftsgebieten.

Fundgebiet	*Sorex araneus*					*Sorex coronatus*				
	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s
Rheinland	78	41	33	46	2,32	88	40	33	47	2,55
Eifel	10	42	37	47	2,91	6	40	38	42	1,41
Hohes Venn	27	40	35	44	2,24	5	38	35	41	2,28
Niederrhein	4	40	36	42	2,83	13	40	32	44	3,73
Aachen, Düren Nideggen	2	35	33	37	2,83	3	38	35	40	2,52
Dänemark	8	39	36	40	1,41	—	—	—	—	—
Schweden	34	41	34	45	2,34	—	—	—	—	—
Finnland	13	41	35	44	2,22	—	—	—	—	—

Selbst aus dem Hohen Venn (Rurtal, Sourbrodt) lagen Individuen von *S. coronatus* vor, die eine sichtbar schmalere Schabracke besaßen als *S. araneus*. Im eigentlichen Hochvenn jedoch waren die Arten bei gleichzeitig intraspezifischer Variabilität nicht an der Färbung zu unterscheiden. *S. coronatus* glich hier *S. araneus:* breite Schabracke und mittelbraune Flanken. Von Lehmann (1955) fielen im Hohen Venn auch kleine Formen des dunklen Typs auf, und er schloß daraus, daß Tiere des dunklen Typs durchaus kleine Maße haben können. Diese Beobachtung unterstreicht die hier gewonnenen Erkenntnisse über die Gleichfarbigkeit beider Arten im Hohen Venn und spricht dafür, daß es sich bei der Kleinform des dunklen Typs um eine Farbvariante von *S. coronatus* gehandelt hat.

Wenn auch für das Untersuchungsgebiet, mit Ausnahme der Hochmoorgebiete im Hohen Venn, das von Hutterer & Vierhaus (1984) für das Rheinland angegebene Farbmuster in vielen Fällen gilt, kamen gelegentlich Exemplare vor, die in ihrer Zuordnung Schwierigkeiten bereiteten; so z. B. intensiv dreifarbige *S. coronatus*.

Am Schädel wurde die Unterscheidung beider Arten vor allem nach vier Meßstrecken (x_5, x_6, x_{19}, x_{21}) vorgenommen. Die Trennwirkung war besonders hoch, nachdem die Quotienten x_5/x_6 und x_{21}/x_{19} kombiniert wurden, und es konnten dadurch 96,2 % der Individuen richtig bestimmt werden. Deutlich wurden die Pieper (1978) erstmals aufgefallenen Unterschiede der Gelenkfortsätze bestätigt. Bei 18 von 21 genommenen Schädelmaßen ließen sich signifikante Unterschiede zwischen den Arten nachweisen. Auf der Grundlage dieser biometrischen Analyse kann festgestellt werden, daß *S. coronatus* kräftigere und kürzere Mandibeln besitzt und auffällige Proportionsunterschiede bezüglich der Form des Gelenkfortsatzes zeigt (Abb. 6). Bei in der Regel kleineren Körper- und Schädelmaßen für *S. coronatus* hatte dieser einen größeren Jochfortsatzabstand, ein höheres und kürzeres Rostrum und eine kräftigere Basis von Gelenk- und Winkelfortsatz als *S. araneus*. Diese Befunde decken sich teilweise mit Erkenntnissen von Haussner & Jammot (1974), Meylan & Hausser (1978) und Dötsch (1982). Eine absolute Trennwirkung nach der Länge der unteren Zahnreihe (x_{14}), wie es Olert (1973) annimmt, ließ sich nicht erkennen.

Bei dem cytologisch bestimmten Individuum von *S. araneus* (Nr. 16 in Tab. 1) lagen die Indexwerte x_{21}/x_{19} (= 1,17), x_5/x_6 (= 1,09) und $x_{21}/x_{19}:x_5/x_6$ (= 1,07) sowie die Condylobasallänge (= 19,05) deutlich in dem für *S. araneus* charakteristischen

Bereich. Sämtliche aus Skandinavien untersuchten Tiere, die zweifelsohne zu *S. araneus* gehörten, entsprachen morphologisch bestimmten *S. araneus* (Tab. 9 u. 10).

Eine Stichprobe von 20 Individuen aus der Schweiz und Frankreich mit je 10 cytologisch bestimmten *S. araneus* und *S. coronatus* bestätigte diese Resultate (Tab. 9 u. 10) und ließ keinen Zweifel daran, daß mit Hilfe der empfohlenen Bestimmungsmerkmale bei hoher Wahrscheinlichkeit eine richtige Zuordnung zu einer der zwei Arten gewährleistet ist.

Tabelle 9: Der Index x_{21}/x_{19} von *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* aus verschiedenen Herkunftsgebieten.

	Sorex araneus					*Sorex coronatus*				
Fundgebiet	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s
Rheinland	87	1,27	1,11	1,45	0,07	109	1,61	1,44	1,83	0,08
Eifel	9	1,31	1,20	1,43	0,08	8	1,65	1,55	1,78	0,09
Hohes Venn	51	1,32	1,18	1,51	0,07	23	1,63	1,50	1,82	0,08
Niederrhein	4	1,28	1,24	1,33	0,05	13	1,65	1,56	1,78	0,06
Aachen, Düren Nideggen	1	1,29	—	—	—	4	1,66	1,55	1,72	0,08
Horstedt/Weser	1	1,35	—	—	—	—	—	—	—	—
Staffelberg/ Oberfranken	1	1,37	—	—	—	—	—	—	—	—
Bayer. Wald	3	1,36	1,27	1,49	0,11	—	—	—	—	—
Schweiz	10	1,41	1,32	1,49	0,05	8	1,64	1,57	1,76	0,07
Frankreich	—	—	—	—	—	2	1,62	1,58	1,66	0,06
Dänemark	8	1,29	1,22	1,33	0,04	—	—	—	—	—
Schweden	35	1,33	1,22	1,44	0,07	—	—	—	—	—
Finnland	14	1,35	1,27	1,43	0,05	—	—	—	—	—

Tabelle 10: Der Index x_5/x_6 von *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* aus verschiedenen Herkunftsgebieten.

	Sorex araneus					*Sorex coronatus*				
Fundgebiet	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s
Rheinland	69	1,04	0,99	1,11	0,03	70	0,96	0,90	1,03	0,03
Eifel	6	1,03	0,99	1,10	0,04	5	0,94	0,85	0,97	0,05
Hohes Venn	41	1,05	1,00	1,11	0,02	16	0,98	0,95	1,03	0,02
Niederrhein	—	—	—	—	—	9	0,97	0,95	1,00	0,02
Aachen, Düren Nideggen	2	1,04	1,01	1,06	0,04	4	0,94	0,90	0,98	0,03
Horstedt/Weser	1	1,06	—	—	—	—	—	—	—	—
Staffelberg/ Oberfranken	1	1,05	—	—	—	—	—	—	—	—
Bayer. Wald	3	1,03	1,02	1,05	0,02	—	—	—	—	—
Schweiz	10	1,02	0,95	1,07	0,04	7	0,96	0,92	0,98	0,02
Frankreich	—	—	—	—	—	2	0,93	0,93	0,93	0,00
Dänemark	8	1,03	0,99	1,07	0,03	—	—	—	—	—
Schweden	20	1,04	1,00	1,11	0,03	—	—	—	—	—
Finnland	10	1,04	1,01	1,08	0,03	—	—	—	—	—

Vergleich rheinischer *S. araneus* und *S. coronatus* mit anderen Populationen beider Arten

Sorex araneus

Die rheinischen *S. araneus* entsprachen in ihrem Farbmuster weitgehend dem Normaltyp, der nach Hauser (1978) ± dreifarbig ist. In der Regel ließ sich der dunkle Rücken gegen eine etwas hellere Seitenzone abgrenzen. Nach von Lehmann (1955) waren zwischen Norwegen und dem nördlichen Alpenrand keine grundlegenden Unterschiede in der Färbung festzustellen.

Nach Schädelmaßen, beispielsweise der Condylobasallänge und der Coronarhöhe (= Koronoidhöhe), waren rheinische Individuen größer als norddeutsche, aber kleiner als süddeutsche, österreichische und ungarische Tiere (Schubarth 1958; Schmidt 1971; Tab. 11).

Individuen aus der Schweiz unterschieden sich besonders durch größere Schwanzlängen, größere Hinterfußlängen und größere Condylobasallängen (Ott 1968; vorliegende Ergebnisse, Tab. 11), und außerdem lag ihr Indexwert x_{21}/x_{19} auffällig näher bei jenem von *S. coronatus*, als dies bei rheinischen Exemplaren zu beobachten war (Tab. 9). Auch Olert (1973) konnte an Schweizer Individuen aus dem Wallis stärkere Annäherung in Schädelmerkmalen beider Arten feststellen als bei rheinischen Tieren. Sowohl nach morphologischen (Ott 1968; Olert 1973 u. eig. Ergebnisse) als auch nach karyologischen Merkmalen (Searle 1984) scheinen Schweizer *S. araneus* besonders weit entfernt von rheinischen Waldspitzmäusen zu stehen. Dagegen stimmen westfälische Tiere (Hutterer & Vierhaus 1984) morphologisch gut mit rheinischen überein. Der Mangel an ausreichendem Vergleichsmaterial, das nach beiden Arten unterschieden wurde, erlaubt es nicht, weitere Aussagen über Beziehungen deutscher Populationen zueinander zu machen.

Tabelle 11: Die Condylobasallänge von *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* aus verschiedenen Herkunftsgebieten.

	Sorex araneus					*Sorex coronatus*				
Fundgebiet	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s	n	$\bar{x}$	x_{min}	x_{max}	s
Rheinland	68	19,06	18,30	20,00	0,36	79	18,63	17,95	19,35	0,31
Eifel	2	18,88	18,75	19,00	0,18	4	18,84	18,40	19,20	0,34
Hohes Venn	30	18,87	17,80	19,50	0,36	19	18,37	17,45	19,25	0,39
Niederrhein	1	19,00	—	—	—	3	18,27	17,75	18,70	0,48
Aachen, Düren Nideggen	2	18,98	18,90	19,05	0,11	4	18,53	18,20	18,80	0,26
Horstedt/Weser	1	18,70	—	—	—	—	—	—	—	—
Staffelberg/ Oberfranken	1	19,15	—	—	—	—	—	—	—	—
Bayer. Wald	3	19,07	18,85	19,20	0,19	—	—	—	—	—
Schweiz	10	19,47	18,75	20,05	0,43	8	19,37	18,30	20,00	0,51
Frankreich	—	—	—	—	—	2	18,18	18,05	18,30	0,18
Dänemark	8	18,61	17,85	19,15	0,40	—	—	—	—	—
Schweden	16	18,72	18,25	19,30	0,31	—	—	—	—	—
Finnland	11	19,04	18,55	19,45	0,26	—	—	—	—	—

Sorex coronatus

Rheinische *S. coronatus* zeichnen sich normalerweise durch auffällig kontrastreiche Färbung bezüglich Ober- und Unterseite aus (von Lehmann 1955). Der Rücken hat eine schmale und dunkle Schabracke, deren scharfer Übergang zur helleren Flanken- und Bauchfärbung gut zu sehen ist. Es gab auch nach dem *S. araneus*-Muster dreifarbig gefärbte Stücke, die dann jedoch in der Regel die schmale Schabracke besaßen. Ausnahmen wurden im Hohen Venn angetroffen, wo keine farblichen Unterschiede zu *S. araneus* bestanden. Auf die Problematik, nach Färbungsunterschieden Soriciden zu bestimmen, wies Hausser (1978) hin. Genau wie im Rheinland wurden auch in Westfalen besonders kontrastreich gefärbte Individuen gesammelt, und nach Hutterer & Vierhaus (1984) soll dieser Kontrast weiter südlich abnehmen. Nach Olert (1973) ähnelten Individuen aus Liechtenstein nach Größe und Farbe sehr den Tieren aus dem Rheinland, während solche aus dem Wallis (Schweiz) deutlich größer waren und keine kontrastreiche Färbung besaßen. Eine kleine Serie von *S. coronatus* aus Bochum (Westfalen), die Schwammberger (1976) beschrieb, entsprach farblich den rheinischen Individuen, war aber in den angegebenen Mittelwerten von Körper- und Schädelmaßen von diesen teilweise sehr verschieden. Bei auffallend niedrigen Condylobasallängen und unteren Zahnreihenlängen, was Kleinschädeligkeit dokumentiert, hatten Koronoidhöhe, Hinterfuß- und Schwanzlänge vergleichsweise hohe Werte.

Analog zu *S. araneus* waren auch Schweizer Individuen von *S. coronatus* größer und hatten größere Schwanz- und Hinterfußlängen als rheinische Exemplare (Ott 1968). Belgische und niederländische Stücke sind vermutlich kleiner als rheinische, da die Mandibellängen nach Mys et al. (1985) signifikant kürzer waren. Im Vergleich dazu ermittelte ich bei Populationen aus dem Hohen Venn und vom Niederrhein besonders kleine Condylobasallängen (Tab. 11), was mit den Ergebnissen von Mys et al. (1985) gut im Einklang steht. Im Gegensatz dazu zeigten *S. araneus* aus dem Hohen Venn und vom Niederrhein keine bemerkenswerten Unterschiede zu artgleichen Populationen aus der Eifel und den übrigen rheinischen Fundgebieten.

Nach Färbungsmerkmalen unterschieden sich rheinische und westfälische *S. coronatus* auffallend von jenen aus dem Hohen Venn. Bei Berücksichtigung biometrischer Ergebnisse, wie z. B. der Condylobasal-, der Schwanz- und der Hinterfußlänge, traten deutliche Unterschiede zwischen Individuen aus dem Rheinland, dem Hohen Venn, dem Niederrhein und aus Bochum (Westfalen) hervor. Verglichen mit mittelrheinischen Exemplaren waren Tiere vom Niederrhein und vom Hohen Venn ausgesprochen kleinschädelig bei normalen Schwanzlängenwerten, und jene aus Bochum waren kleinschädelig bei großer Hinterfuß- und Schwanzlänge (Tab. 8 und 11).

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Zoologisches Institut Bonn, und Herrn Dr. R. Hutterer, Museum Alexander Koenig Bonn, danke ich ganz herzlich für vielfältige Anregungen und Ratschläge sowie für die bereitwillige Überlassung von Untersuchungsmaterial. Darüber hinaus möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. P. Vogel und Herrn Prof. Dr. J. Hausser, beide Zoologisches Institut Lausanne, für ihre Hilfsbereitschaft und das zur Verfügung gestellte Sammlungsmaterial ganz herzlich bedanken.

Zusammenfassung

Die zwei Spitzmausarten *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* wurden biometrisch verglichen, ihre Verbreitung im Rheinland untersucht und Daten zur Ökologie gesammelt. Nach 21 Meßstrecken an Schädeln und Mandibeln von 73 *S. araneus* und 85 *S. coronatus* konnten Schädelmerkmale ermittelt werden, nach denen sich beide Arten recht gut unterscheiden. Von insgesamt 232 *S. araneus* und 170 *S. coronatus* sind mit der Kombination zweier Indexwerte (x_5/x_6 und x_{21}/x_{19}) 96,2 % der Individuen richtig bestimmt worden. Auf Untersuchungen bezüglich geschlechtsabhängiger Merkmale konnte nach Befunden vorangegangener Studien (Hausser & Jammot 1974; Mys et al. 1985) verzichtet werden. Alle berücksichtigten Fundgebiete aus dem Rheinland, von denen mindestens vier Individuen vorlagen, enthielten beide Arten. An näher untersuchten Habitaten im Raum Bonn lebten *S. araneus* und *S. coronatus* syntop eng zusammen. *S. araneus* bevorzugt feuchte und kühle Lebensräume, während *S. coronatus* eher in offene und trockene Bereiche ausweicht.

Literatur

Borowski, S., & A. Dehnel (1952): Angaben zur Biologie der Soricidae. — Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sect. C 7: 305—448.

Bühler, P. (1963): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln — Gleichzeitig eine Einführung in die Methode der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. — Z. Säugetierkunde 29: 65—93.

Dötsch, C. (1982): Der Kauapparat der Soricidae (Mammalia, Insectivora). Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kaufunktion bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex* Linnaeus, *Neomys* Kaup und *Crocidura* Wagler. — Zool. Jb. Anat. 108: 421—484.

Hausser, J. & M. Jammot (1974): Etude biométrique des machoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 38: 324—343.

— (1978): Répartition en Suisse et en France de *Sorex araneus* L., 1758 et de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 42: 329—341.

—, F. Catzeflis, A. Meylan & P. Vogel (1985): Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora). — Acta zool. Fennica 170: 125—130.

Hutterer, R. & H. Vierhaus (1984): Waldspitzmaus — *Sorex araneus* Linnaeus, 1758; Schabrackenspitzmaus — *Sorex coronatus* Millet, 1828. In: Die Säugetiere Westfalens (R. Schröpfer, R. Feldmann & H. Vierhaus, Hrsg.). — Abh. Westf.-Mus. Naturkde 46 (4): 54—60.

Lehmann, E. von (1955): Über die Untergrundmaus und die Waldspitzmaus in NW-Europa. — Bonn. zool. Beitr. 6: 8—27.

— (1969): Aufsammlungen von Kleinsäugern im Naturpark Nordeifel. — Rheinische Heimatpflege NF 1: 46—63.

Lorenz, R. J. (1984): Grundbegriffe der Biometrie. — Fischer, Stuttgart.

Meylan, A. (1964): Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mamm. — Insectivora). — Rev. Suisse Zool. 71: 903—983.

— & J. Hausser (1978): Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*: *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). — Mammalia 42: 115—122.

Mys, B., E. van der Straeten & W. Verheyen (1985): The biometrical and morphological indentification and the distribution of *Sorex araneus* L., 1758 and *S. coronatus* Millet, 1828 in Belgium (Insectivora, Soricidae). — Lutra 28: 55—70.

Niethammer, J. (1956): Das Gewicht der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné 1758, im Jahreslauf. — Säugetierkundl. Mitt. 4: 160—165.

— & F. Krapp, Hrsg. (1978): Handbuch der Säugetiere Europas 1. — Akad. Verlagsges., Wiesbaden.

Olert, J. (1969): Fellzeichnung und Größe rheinischer Waldspitzmäuse (*Sorex araneus*) (Mamm. — Insectivora). — Decheniana 122: 123—127.

— (1973): Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabrackenspitzmäusen. — Bonn. zool. Beitr. 24: 366—373.

— (1973): Cytologisch-morphologische Untersuchungen an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* Linné, 1758) und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott, 1968) (Mammalia — Insectivora). — Veröff. Univ. Innsbruck 76, Alpin-Biolog. Studien 5.

Ott, J. (1968): Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* Linnaeus 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora). — Revue Suisse Zool. 75: 53—73.

Pieper, H. (1978): Zur Kenntnis der Spitzmäuse (Mammalia, Soricidae) in der Hohen Rhön. — Beitr. Naturk. Osthessen 13, 14: 101—106.

Röben, P. (1968): Die Spitzmäuse (Soricidae) der Heidelberger Umgebung. — Säugetierkundl. Mitt. 17: 42—62.

Sachs, L. (1984): Angewandte Statistik. — Springer, Heidelberg, Berlin, New York, Tokyo.

Sans-Coma, V. (1978): Beitrag zur Kenntnis der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* Linné, 1758, in Katalonien, Spanien. — Säugetierkdl. Mitt. 27: 96—106.

Schmidt, E. (1971): Einiges über die Variabilität der Koronoidhöhe von ungarischen Waldspitzmäusen (*Sorex araneus* L.). — Z. Säugetierkunde 37: 52—55.

Schubarth, H. (1958): Zur Variabilität von *Sorex araneus* L. — Acta theriol. 2: 175—202.

Schwammberger, K. H. (1976): Nachweis der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemmellus* Ott, 1968) in Westfalen. — Natur und Heimat 36: 66—69.

Searle, J. B. (1984): Three new karyotypic races of the Common shrew *Sorex araneus* (Mammalia, Insectivora) and a phylogeny. — Systematic Zoology 33: 184—194.

Terhardt, A. (1986): Raumverteilung, Ressourcennutzung und Ökologie der Säugetiere des Drachenfelser Ländchens. — Diplomarbeit Bonn.

Johannes Handwerk, GTZ-GmbH, PVB-Cairo, 8, Hassan Sabri Str., Cairo-Zamalek, Egypt. Ab August 1988: Drachenfelsstr. 33, D-5340 Bad Honnef-Rhöndorf.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 299—306	Bonn, November 1987

Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like forms from Chile (Pisces: Galaxiidae) *

Klaus Busse & Hugo Campos

Abstract. The diadromous and the lacustrine *Galaxias maculatus* (or *G. maculatus*-like) populations of the Río Valdivia basin have striking differences in the electrophoretic pattern of their blood albumin. This and other biological findings suggest that they function as genetically separated units although they live in the same hydrographic system. This is a hint that they may belong to different species. If this is true, the available name for the lacustrine one would be *G. alpinus*. Nevertheless we do not revalidate it here once again, because we are waiting for more evidence from our ongoing immuno-serological research.

Key words. Pisces, Galaxiidae, *Galaxias maculatus*, Chile, blood serum electrophoresis, taxonomy.

Review of recent research

In 1972 McDowall gave a review of the *Galaxias maculatus* or *Galaxias maculatus*-like forms of the world. He considered them all conspecific. The oldest available name is *Mesites maculatus* given by Jenyns (1842) to the form from South America (Hardy Peninsula Tierra del Fuego). Since the oldest name for the genus is *Galaxias* Cuvier 1817, the valid combination is *Galaxias maculatus.*

A synonymy list was given by McDowall (1971): 49; 1972: 335) discussing taxonomical problems (See also Stokell 1966; McDowall 1967, 1970, 1981). Based on extensive morphometric studies he showed that they were all very similar and concluded that they belong to a single species widespread on the southern continents. They gave rise to diadromous populations with estuarine or sea dwelling larval stages and lacustrine ones which fulfill their whole life-cycle in freshwater. The most distinct character was the lower number of vertebrae of the lacustrine populations (McDowall op. cit.). He considered this character not a genetical fixed one but due to the direct influence of different conditions of the environment during the embryonal development (McDowall 1971: 55; 1972: 352).

In 1973 one of the authors (Campos) in a study on migrations of *Galaxias maculatus* in Valdivia estuary remarked again the differences between the amount of vertebrae in the estuarine populations and the ones of some lakes from Chile; he showed also a bimodal curve in the vertebrae counts in the migratory populations in the Valdivia river estuary, but without inferring a taxonomical consequence. He only compared the similar situation found by McDowall (1968) in New Zealand populations and supported the view of McDowall (1967—1981) and Stokell (1966) that admits one species with diadromous and lacustrine populations throughout the different continents.

---

* with support of the Minna-James-Heineman-Stiftung, Hannover and Richard-Winter-Stiftung, Bergisch-Gladbach

It was in 1974 that Campos in a study of the *G. maculatus* of the Rio Valdivia basin postulated that the taxon known under this name in Chile must consist of two different genetically isolated units: so he assigned them to different species. He revalidated *G. alpinus* Valenciennes 1846. He based this statement on the existence of the discontinuity of the number of vertebrae linked with other morphological features. Other interesting conditions he found were that in pre-adult stages they mix with one another segregating at the adult or spawning stages. Also the change from juvenile to adult in *G. maculatus* is more drastic than in *G. "alpinus*". He assumed that the differences were governed genetically. So it should be for behavioural, physiological and other differences.

In 1976 McDowall published a reply to Campos' work in which he doubted about Campos' hypothesis. He argued that the difference in vertebrae numbers, migration behaviour etc. were not enough to sustain the assumption of two species. He said that Campos had not tried enough to understand the dynamics of variation in various widespread populations, nor had he adequately considered the problem of reproductive isolation.

A very strong argument of McDowall was that there is no reason to assume in nearly each case of lacustrine populations will be selective pressures leading to a decline of vertebrae numbers, a condition that supports the point of view that these changes are directly induced by modificatory environmental factors upon the embryos and may not be due to genetical differences. Indeed, a very controverse but interesting problem. Recently one of the authors (Busse) had occasion to visit Chile and to discuss the problem with the other one (Campos) at the Instituto de Zoología in Valdivia. We arranged to collaborate in search of a solution by means of biochemical methods.

Material and Methods

a) Sampling

Diadromous and lacustrine samples of *Galaxias maculatus* and "*G. alpinus*" populations were caught in Río Cau-Cau (Valdivia) and Lago Riñihue respectively. Their blood was extracted by heart punction (fig. 1) and afterwards centrifugated. The serum was deep-frozen in approx. 100 μl portions. (For this amount 20 ore more specimens were necessary).

The samples were analysed by polyacrylamid-electrophoresis by the same method used by Joger 1984 (details see on b). On each plate could be applied 6 different serum samples. We applied 2 to 5 μl of serum per sample.

b) Polyacrylamid Electrophoresis

We used an electrophoresis system similar to the method described by Taggart et al. (1978). The apparatus was GE — 2/4 LS Pharmacia (Sweden) in which 4 electrophoresis slabs can be introduced vertically. The system is cooled by water.

The stock solutions were prepared to be stored up to three weeks and in adequate quantities for the electrophorese apparatus as follows.

Solution I:
40 g Acrylamide (Ferak 81853)
1 g Bis (= N,N' Methylenbisacrylamide 2x crist.; Serva 29195)
H_2O dest. (dissolved warm and filled up to 200 ml).

Solution II:
18,17 g Tris (= Hydroxymethylaminomethan $C_4H_{11}NO_3$; Merck 8382)

dissolved in 30—40 ml H_2O (warm) with conc. HCl adjusted to pH 8,8
H_2O (filled up to 100 ml).

Solution III:
6,06 g Tris (as above but adjusted to pH 6,8).

Solution IV: Buffer
6,0 g Tris
28,89 g Glycin (NH_2CH_2COOH; Ferak 00752)
H_2O (filled up to 1000 ml), pH 8,7, dissolved to 1/5 for use.

Solution V:
100 mg AP (= Ammoniumperoxdisulfate $(NH_4)_2S_2O_8$; Ferak 00177)
H_2O (dissolved in 5 ml; prepared directly before use).

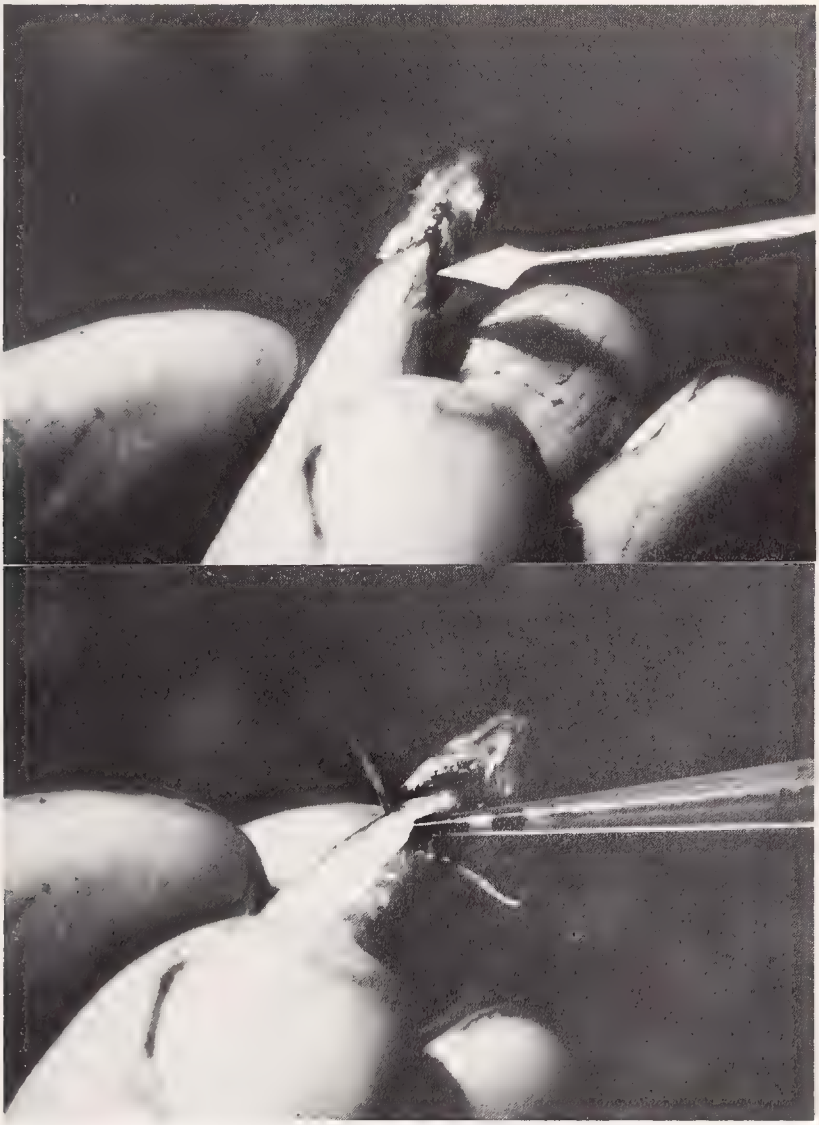


Fig. 1: Taking blood from *Galaxias* by means of heart punction and extraction with a pipette. The heart is behind the isthmus. In the living animal a pulsating rhombical area of the silvery skin indicates the real location. On the photograph a specimen belonging to the lacustrine population of Lago Riñihue.

Preparing of the gel slabs:

Stacking gel		Separation gel	
Sol. III	6 ml	Sol. II	21 ml
„ I	3,6 ml	„ I	31,5 ml
„ V	0,3 ml	„ V	1,8 ml
H_2O	14,1 ml	H_2O	29,7 ml
— Degasing —		— Degasing —	
T-med 15 µl		T-med 30 µl	

These quantities are necessary for 4 slabs to be prepared in the gel slab casting apparatus (for 8 slabs the double amount). T-med is added after degasing and immediately before casting the geles. The first one is the stacking gel. It is covered with a thin layer of isobutanol which is washed away after solidification; then the separating gel is applied. The slabs are ready for use after some hours or the next day.

Applying of samples and run of electrophoresis:
The samples are applied when the whole apparatus is mounted with the gel slabs and the buffer solution. For this purpose 2—5 µl of serum were mixed with 5 to 15 µl of concentrated sugar solution slightly stained with brome phenole blue.

The electrophoreses were run the first 15 min. at 50 V, the next 30 min. at 75 V and the following approx. 2½ hours at 110 V. They were stopped when the front was about 2 cm near the edge of the slab.

The staining method used was Coomasie blue.

c) Radiographs
To document that the serum we used came from no other forms than those under discussion we fixed the bleeded specimens in diluted alcohohl-formol and conserved them in 70 % alcohol. In order to count the vertebrae subsamples of both populations were radiographed (see fig. 3).

Results

a) Biochemical approach

The electropherogram of the blood sera of the two populations resulted quite different (fig. 2). The first band of albumin is very heavy in comparison to all others in the lacustrine form "*alpinus*"). The second one is almost absent in this form and if present nearer to the third, while in the diadromous *maculatus* they are all similar in strength and almost equidistant. Also there are differences in the bands of other proteins including the residual haemoglobin present in the serum by means of the unavoidable amount of haemolysis during the blood extraction and centrifugation.

b) Morphological approach

This is congruent with the findings known up to this day. To illustrate them, it seemed advisable to present radiographs (fig. 3).

Discussion

It is highly probable that the differences found in the albumins of blood are due to genetic differences. It could be argumented that these might be only individual ones. This is unprobable because each electropherogram was made upon a sample of at least 20 individuals. So they represent a mean of the population. Each of them has a clear characteristic not shared with the other, so that we can assume in contrast

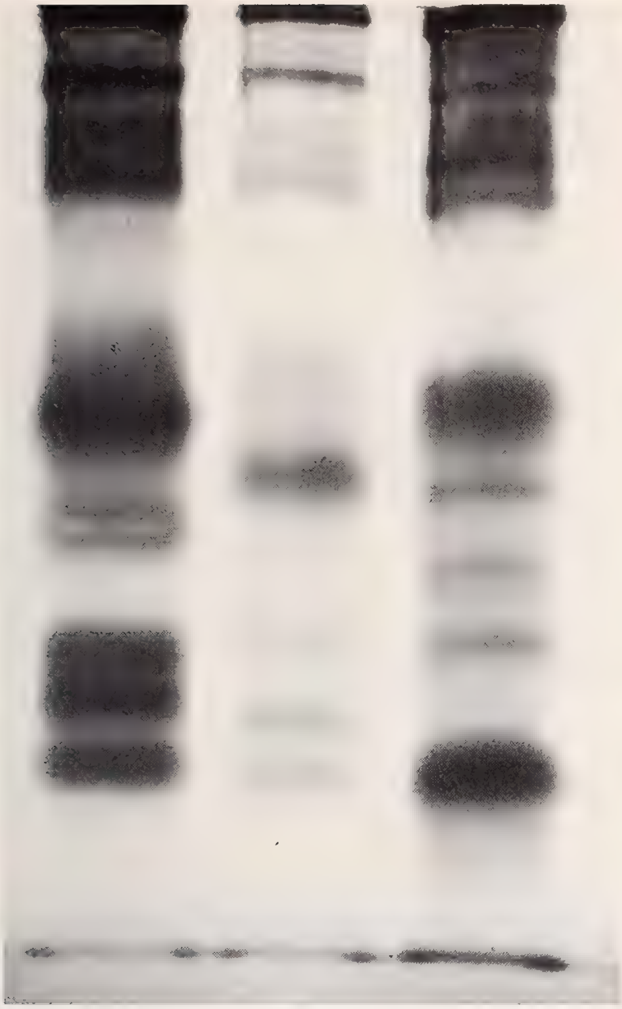


Fig. 2: Electropherogrammes of the blood serum from three populations of *Galaxias maculatus* or *G. maculatus*-like forms. Left *G. maculatus** from Australia; middle *G. maculatus* from the estuarine population from Chile (Río Cau-Cau near Valdivia); right *G. maculatus** from the lacustrine population (Lago Riñihue, Río Valdivia system). * In this cases the name "*maculatus*" is used with reserve.

to McDowall (1972: 351) that there is no gene flow between both. The presence of such a clear discontinuity among two sympatric or at least parapatric populations is an argument to consider them as different species.

The differences in the other nonalbumin protein fractions of the blood like the haemoglobin (or transferrins) in general lead to the same conclusion. It must be mentioned nevertheless, that in other species like in *Salmo salar* or *Clupea harengus* (Koch, Bergström & Evans 1964; Wilkins & Iles 1966, respectively) there are haemoglobin differences linked with different demands in oxygen carrying capacity in different stages of growth or age. In our case the latter can be neglected because they were all of approximately the same size. It persists only a slight doubt by means of a possible modificatory action of the environment via these different demands on the haemoglobin. This may weaken this argument but is not necessarily an argument against the genetical distinctness.

In relation to this environmental response there is a striking physiological difference between the two populations. While the diadromous ones can be caught and held in a tank or in aquaria without problems, the lacustrine individuals usually die within half an hour after catching. It seems not only to be a different response to oxygen availability in the water but a different stress physiology in general. Also here it is likely to postulate genetic differences. As Campos observed the two forms together in some parts of the same river system in nonreproductive stages, to explain the subsequent segregation it is necessary to postulate different behavioural programs for each to find the right spawning sites. Even though spawning traditions can be established by an imprinting process of the birth place water like in salmons, it is probable that such complex behavioural finding mechanisms have at least an inherited base. They are to be considered as another discontinuity reinforcing the assumption of different species. Otherwise in some closely related species, for instance in birds, it is common that they build up mixed swarms in their social phase and segregate in their reproductive phase (Busse 1975).

The morphological discontinuity like different numbers of vertebrae (also in the general habitus there are slight differences) may, but must not necessarily be the result of modificatory environmental conditions so that they are not the appropriate arguments to sustain conspecificy.

For all these reasons it seems more likely that *Galaxias maculatus* and *G.* "*alpinus*" are different species. But for this moment we do not revalidate the name "*alpinus*" Valenciennes once again, because we are waiting for a higher degree of certainty expected from further investigation in immunology and zoogeography, respectively.

To obtain an appreciation of the degree of divergence in serum proteins we tried to compare both forms by means of immunological methods. For technical reasons

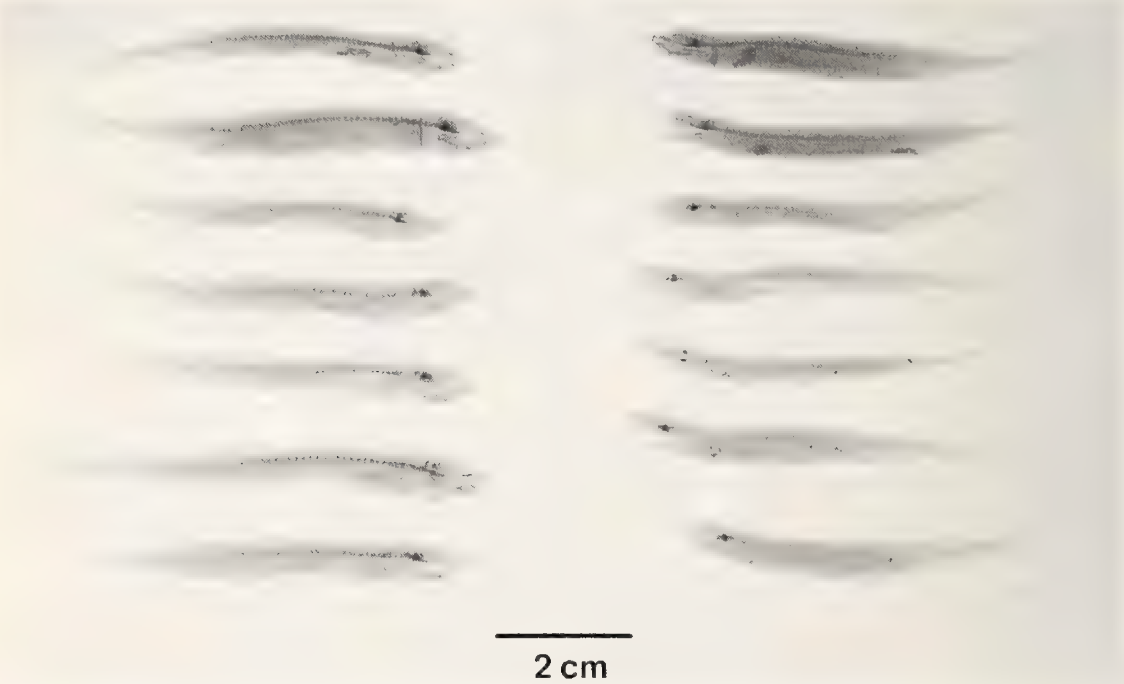


Fig. 3: Radiographs of estuarine (left) and lacustrine (right) *Galaxias maculatus* or *G. maculatus* like forms from Chile. The estuarine ones from Lago Riñihue, a lake of the Río Valdivia system.

and the small amount of proteins obtained from these tiny fishes, we have still no suitable results, but we hope refined methods will apply for this purpose.
The other reason why we do not pronounce in favour of the specificity of these two forms is that similar conditions could be expected in all other *Galaxias maculatus* (or *G. maculatus*-like) populations from Australia and New Zealand and it would be advisable to know more about the whole group before drawing taxonomic conclusions.

Zusammenfassung

Die beiden in dem Einzugsgebiet des chilenischen Flusses Río Valdivia lebenden Formen von Galaxiiden, die zur Zeit der Art *Galaxias maculatus* zugerechnet werden, weisen erhebliche Unterschiede im Elektropherogramm ihres Blutserums auf. Während die kathadrome in den Flußmündungen laichende Population drei mittelmäßig starke „Albumin"banden aufweist, hat die andere — sich in den Seen fortpflanzende — eine sehr viel stärkere erste Bande und zwei schwächere, wovon die mittlere und schwächste an etwas anderer Stelle als die entsprechende der Flußmündungsform steht. Diese Unterschiede, sowie auch solche der Entwicklung, der Körpergestalt, der Physiologie und des Verhaltens zeigen eine Diskontinuität auf, die besagt, daß die beiden Populationen unterschiedlichen Fortpflanzungsgemeinschaften angehören dürften. Dieses könnte einen unterschiedlichen Artstatus rechtfertigen. Sofern diese Hypothese zutrifft, würde der für die Seenform verfügbare Name „*Galaxias alpinus*" lauten. Dieser wird jedoch an dieser Stelle nicht revalidiert, da wir zu diesem Schritt einen höheren Grad an Sicherheit abwarten. Laufende immunserologische Untersuchungen haben aufgrund der sehr geringen Mengen der von diesen kleinen Fischen gewonnenen Proteine noch keine Ergebnisse erbracht. Aber wir erwarten von verfeinertern Methoden Aufschlüsse zur genaueren Klärung des Verwandtschaftsgrades beider Formen.

Literature cited

Busse, K. (1977): Statistisches Prüfverfahren des Untermischungsgrades von im Watt rastenden Flußseeschwalben- und Küstenseeschwalben-Schwärmen (*Sterna hirundo* L. und *S. paradisaea* Pont.). — Z. Tierpsychol. 43: 295—303.

Campos, H. (1973): Migration of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Galaxiidae, Pisces) in Valdivia Estuary Chile. — Hydrobiologia 43 (3—4): 301—312.

— (1974): Population studies of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Osteichthys: Galaxiidae) in Chile with reference to the number of vertebrae. — Studies on the Neotropical Fauna 9: 55—76.

Cuvier, G. (1817): Les Galaxies. — In: Le Regne Animal 2: 282—283, Paris.

Jenyns, L. (1842): The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle during the Years 1832 to 1836. Part 4. Fish. — London: 172 pp.

Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

Koch, H. J. A., E. Bergström & J. C. Evans (1964): The microelectric separation on starch gel of the haemoglobins of *Salmo salar* L. — Meded. K. vlaam. Acad. 26 (9): 1—33.

McDowall, R. M. (1967): Some points of confusion in galaxiid nomenclature. — Copeia 1967: 841—843.

— (1968): *Galaxias maculatus* (Jenyns) the New Zealand Whitebait. — Fish. Res. Bull. N. Z. Marine Dept. Wellington 2: 1—84.

— (1970): The galaxiid fishes of New Zealand. — Bull. Mus. Comp. Zool. 139 (7): 341—431.

— (1971): The galaxiid fishes of South America. — Zool. J. Linn. Soc. 50 (1): 33—73.

— (1972): The species problem in freshwater fishes and the taxonomy of diadromous and lacustrine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns). — Journ. Roy. Soc. New Zealand 2 (3): 325—367.

— (1976): The taxonomic status of the *Galaxias* populations in the Rio Calle Calle, Chile (Pisces: Galaxiidae). — Studies on the Neotropical Fauna 11: 173—177.

— & R. S. Frankenberg (1981): The galaxiid fishes of Australia. — Records Austral. Mus. 33 (10): 443—605.

Stokell, G. (1966): A preliminary investigation of the systematics of some Tasmanian Galaxiidae. — Pap. Roy. Soc. Tasmania 100: 73—79.

Taggart, R. T., R. B. Miller, R. C. Karn, J. A. Tribble, M. Craft, J. Ripberger & A. D. Merritt (1978): Vertical thin layer slab polyacrylamide gel electrophoresis of selected human polymorphic proteins. — In: Catsimpolas, N. (ed.): Electrophoresis '78. Developments in Biochemistry 2: 231—242. Elsevier North-Holland, Inc., Amsterdam.

Valenciennes, A. (1846): Des Galaxies. — In: Cuvier, G. & A. Valenciennes: Histoire naturelle des poissons 18: 340—357. Paris.

Wilkins, N. P. & T. D. Iles (1966): Haemoglobin polymorphism and its ontogeny in herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*). — Comp. Biochem. Physiol. 17: 1141—1158.

Dr. Klaus Busse, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. — Dr. Hugo Campos, Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 307—314	Bonn, November 1987

Deux nouvelles espèces du genre *Hyphessobrycon* (Pisces, Ostariophysi, Characidae) du Paraguay: *H. guarani* n. sp. et *H. procerus* n. sp.

Volker Mahnert & Jacques Géry

Abstract. Two new species are described from eastern Paraguay: *Hyphessobrycon guarani* n. sp. (from Rio Alto Parana) and *Hyphessobrycon procerus* n. sp. (from Rio Guyrau-gua). Both species show instability in the number of internal premaxillary teeth, their number varying from four to five. Whilst *Hyphessobrycon procerus* seems to be quite close to *H. melanopleurus* Ellis from SE Brasil, the affinities of *H. guarani* are uncertain; it is one of the rare species of the genus having a black spot at the distal part of the dorsal fin.

Key words. Ostariophysi, Characidae, taxonomy, Neotropics, Paraguay.

Introduction

Jusqu'à ces dernières années la connaissance des espèces du genre *Hyphessobrycon* du bassin du Parana était encore assez rudimentaire. Les descriptions récentes de quelques espèces nouvelles en témoignent: *Hyphessobrycon meridionalis* Ringuelet et al. (1978), *H. igneus* Miquelarena et al. (1980) et *H. elachys* M. Weitzman (1985). D'autres espèces, placées couramment dans ce genre, sont d'un statut générique incertain. Sans entrer dans la discussion sur la complexité taxonomique du genre (l'étude en est confiée à notre collègue A. Uj, en préparation), nous décrivons ci-après deux espèces nouvelles récoltées pendant nos recherches zoologiques au Paraguay.

Si l'étude des grandes espèces de Characoïdes (à l'exception des Characidae) Géry et al. 1987) n'a pas révélé de formes *a priori* inédites, tout en amenant des résultats fort intéressants sur leur répartition, la richesse des cours d'eau paraguayens en petites espèces reste encore à découvrir.

Description des espèces

Hyphessobrycon guarani n. sp.

Matériel-type: Paraguay, dept. Alto Parana, Rio Alto Parana à Puerto Bertoni (25° 38' S, 54° 40' W), dans un bras mort du fleuve, lg. P. Berner, C. Dlouhy et V. Mahnert, 13. XI. 1982: Holotype (LS 30,0 mm) (MHNG 2366.99) et 77 paratypes (LS 17,9—30,5 mm) (6 exemplaires éclaircis en alizarine) (MHNG 2366.100); Alto Parana: Lac Itaipu, ex-Ao. Pirapyta, lg. C. Dlouhy, 19. II. 1983: 34 paratypes (LS 18,7—23,7 mm) (MHNG 2367.1); Lac Itaipu, ex-Itabo, lg. C. Dlouhy, 19. IX. 1984: 41 paratypes (LS 16,8—29,2 mm) (MHNG 2367.2); Argentine, dept. Misiones, Rio Alto Parana à Monte Carlo, lg. K. H. Lüling: 4 paratypes (LS 19,7—30,3 mm) (Mus. Bonn et 1 spécimen MHNG 2367.3).
Matériel complémentaire: Paraguay, dept. Alto Parana, lac Itaipu, ex-Pirapyta, lg. C. Dlouhy, 23. I. 1983: 77 exemplaires (LS 18—26,2 mm) (MHNG 2367.4).

L'holotype et les paratypes sont déposés dans les collections du Muséum de Genève; des paratypes ont été envoyés aux Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Zoological Museum, Amsterdam, Museum Alexander Koenig, Bonn, Museo de Zoologia, Sao Paulo, et National Museum of Natural History, Washington.

Derivatio nominis: nommée en honneur des Guaranis, l'ethnie la plus importante du Paraguay.

Diagnose: *Hyphessobrycon* de taille moyenne, avec tache caudale noire limitée aux rayons centraux de la nageoire caudale et tache humérale très diffuse, souvent pratiquement absente; rayons postérieurs de la nageoire dorsale noirs, formant une tache parfois diffuse, bord de l'anale noirci; écailles en série longitudinale 36 à 38 (dont 6 à 8 perforées), 21 à 23 rayons branchus à la nageoire anale; le circumorbitaire SO_3 couvre presque entièrement la joue.

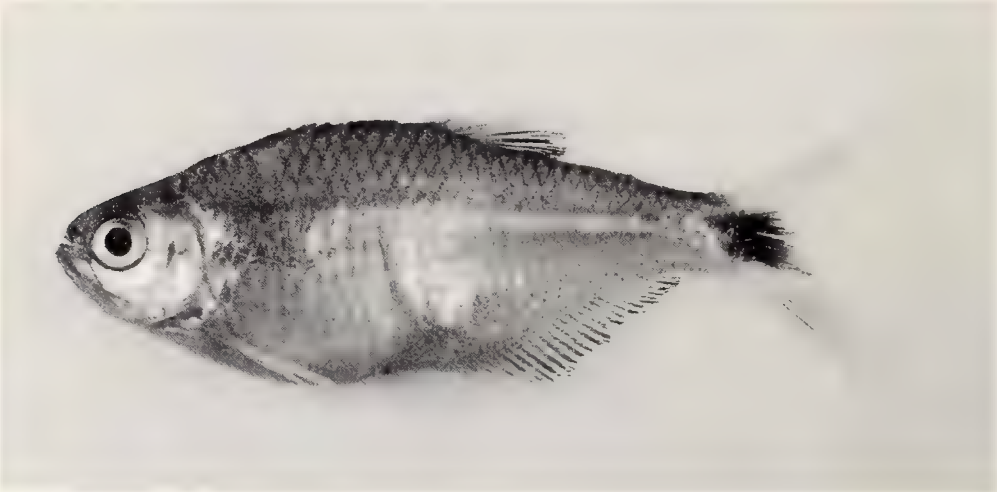


Fig. 1: *Hyphessobrycon guarani* n. sp., holotype (Rio Alto Parana à Puerto Bertoni).

Description: Hauteur du corps 2,8—3,2 (pour la LS 26—30 mm) (extrêmes: 2,6 pour 1 ♀, LS 30,5 mm; 3,8 pour 1 spécimen de la LS 17,5 mm), longueur de la tête 4,0—4,8, longueur du pédicule 7,4—9,6, distance prédorsale 1,64—1,93, longueur de la nageoire dorsale (plus long rayon) 4,1—4,8, de la pectorale 4,4—5,2, de la ventrale 6,8—8,7 et de la nageoire anale 5,9—8,3 dans la longueur standard (LS); diamètre de l'oeil 2,3—2,8, largeur interorbitaire (plus petite que le diamètre oculaire) 2,3—3,3 et longueur du museau 4,1—5,8 dans la longueur de la tête (sans membrane operculaire). Pédicule 1,0—1,3 fois plus long que haut. Ecailles en série longitudinale 36 à 38 (dont 6 à 8 perforées), 13 ou 14 écailles prédorsales en rangée régulière, 4½ ou 5 écailles au-dessus et au-dessous de la ligne latérale; nombre des rayons des nageoires: D ii 8 (un spécimen ii 7); dorsale dans la moitié postérieure du corps; début de l'anale sous le 4/5 rayon de la dorsale; P i 9—10, n'atteignant pas la ventrale, V i—ii 6, atteignant l'anale, rayons branchus 2 à 5 avec petits crochets chez le mâle; A iv—v 21—23 (9 à 13 rayons branchus avec minuscules crochets chez le mâle), C i 17 i (plus 8—10 rayons secondaires en haut et 7—9 en bas), nageoire adipeuse présente; nombre de vertèbres 35 (2 spécimens) ou 36 (4 spécimens), dont 15 (2 spéc.) ou 16 (4 spéc.) vertèbres précaudales.

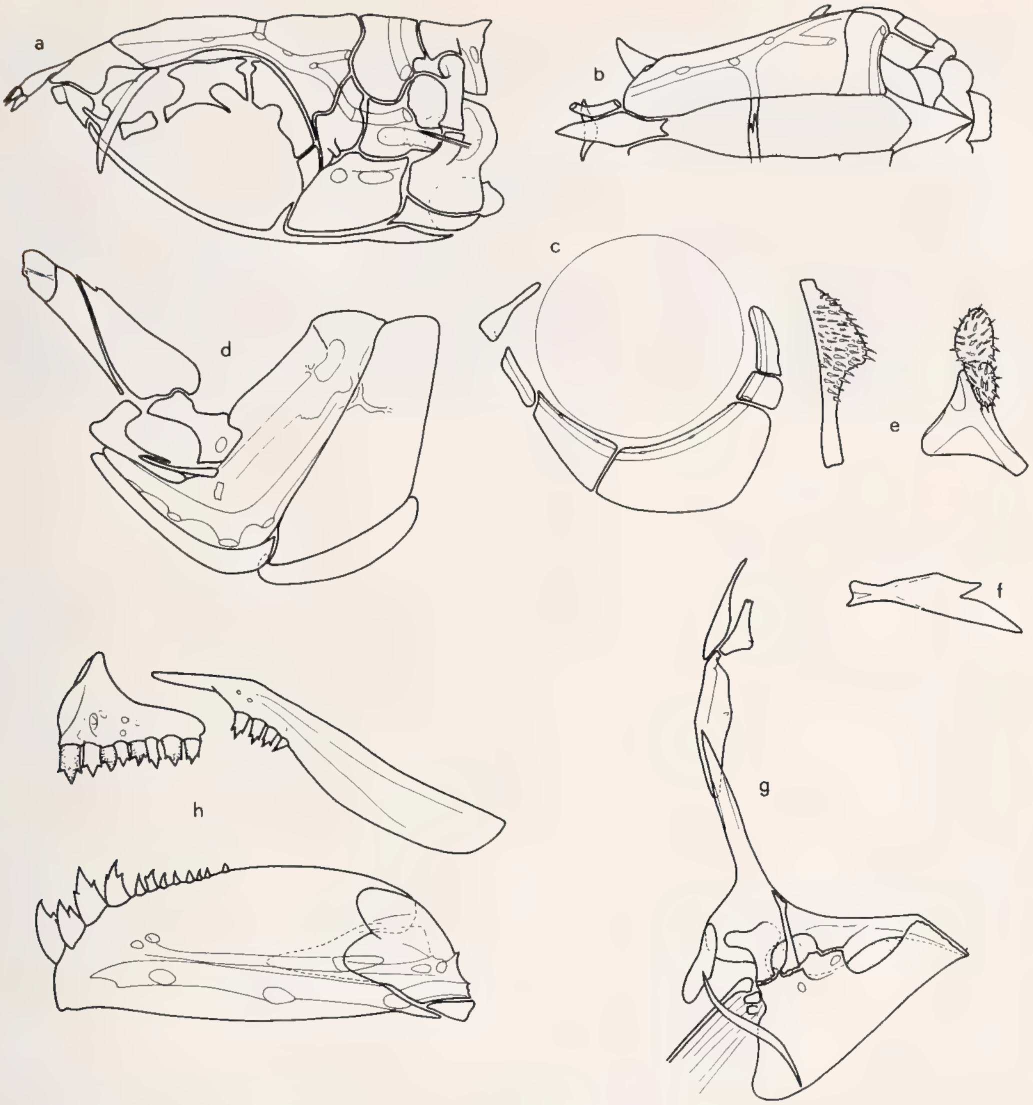


Fig. 2: *Hyphessobrycon guarani* n. sp.; a: neurocrâne, vue latérale; b: neurocrâne, vue dorsale (moitié gauche supprimée); c: os circumorbitaires; d: appareil hyomandibulaire; e: pharyngien inférieur (gauche) et supérieur (droite); f: urohyale; g: ceinture pectorale (vue interne); h: prémaxillaire, maxillaire et dentaire.

Bouche terminale; profil supérieur régulièrement convexe, avec une légère dépression nuchale; ouverture nasale antérieure presque circulaire, ouverture postérieure en forme de demi-lune et un peu plus grande que l'antérieure; fontanelle (fig. 2b) longue, ovale; l'ethmoïde pénètre entre les frontaux et forme ainsi le bord antérieur de la fontanelle. Série circumorbitaire (fig. 2c) complète, le SO$_3$ touchant par son bord ventral le canal préoperculaire, mais laissant postérieurement une zone nue étroite. Maxillaire élancé, atteignant le bord antérieur de la pupille, mais ne touchant pas le SO$_3$; processus du prémaxillaire assez court, dentaire plutôt élancé (fig. 2h); pseudotympan absent.

Cinq à six supraneuraux, premier ptérygophore de la nageoire dorsale s'intercalant entre la 12e et la 13e vertèbre (1 spéc.: 11/12, y compris les quatre vertèbres de l'appareil de Weber), celui de la nageoire anale entre la 16e et 17e vertèbre; ceinture pectorale: postcleithra 2 et 3 et extrascapulaire présents (fig. 2g). Squelette caudal typique des Tetragonopterinae. Neurocrâne (fig. 2a): rhinosphénoïde présent, orbitosphénoïde profondément émarginé aux bords antérieur et postérieur, ptérosphénoïde avec une nette échancrure (de position légèrement variable), processus de sphénotique court, dirigé en arrière, canal supraorbitaire non en contact avec le canal supratemporal; processus supraoccipital court; articulation entre posttemporal et supracleithrum au niveau du bord inférieur de la fenêtre posttemporale, processus du ptérotique très court. Appareil hyomandibulaire semblable à celui d'un Tetragonopterinae généralisé (fig. 2d), fenêtre métaptérygoïde ovale; quatre rayons branchiostèges, 11 à 15 fines et longues branchiospines sur la partie inférieure, 6 à 8 sur la partie supérieure du premier arc branchial; pharyngobranchial 4 et cératobranchial 5 garnis de plaques à dents pharyngiennes (fig. 2e), quelques dents aussi sur le pharyngobranchial 3.

Denture: Dents prémaxillaires tricuspidées, en deux rangées, trois ou quatre externes, quatre ou (plus rarement) cinq dents internes; deux à cinq dents maxillaires, les premières à trois cuspides, la dernière conique; quatre dents tricuspidées sur le dentaire, suivies de cinq à neuf dents nettement plus petites, coniques (fig. 2h).

Coloration (en formol, puis alcool): jaunâtre, avec une légère réticulation sur le dos et la partie supérieure des flancs, ainsi que des chromatophores parsemés sur la région supra-anale; région péritonéale sans chromatophores; une tache humérale très diffuse et indistincte (surtout chez les petits spécimens), indiquée par une légère concentration de chromatophores; une bande argentée le long du milieu du corps; pas de tache sur le pédicule caudal, mais une tache très nette sur les rayons centraux de la nageoire caudale, commençant sur les dernières écailles de la base et allant jusqu'au bord de la nageoire, les lobes de la caudale noircis; nageoire dorsale avec une tache couvrant toute la longueur des derniers rayons, la membrane de l'anale également noircie; les nageoires paires transparentes.

Coloration du vivant (d'après notes de terrain): corps sans couleurs vives, de teinte jaunâtre; nageoires probablement peu colorées.

Discussion: D'après les caractères généralement utilisés pour définir le genre *Hyphessobrycon* (cinq dents prémaxillaires internes, ligne latérale incomplète, le SO_3 ne couvrant pas entièrement la joue, pas d'écailles sur la nageoire caudale), notre espèce fait sans doute partie de ce genre (polyphylétique?), mais nous n'avons pu préciser ses affinités avec d'autres espèces. De la dizaine de formes avec tache sur la nageoire dorsale composant le «groupe-*callistus*» des aquariophiles (cf. Géry 1978), aucune n'a à la fois une faible tache humérale et une tache sur les rayons caudaux médians, et surtout cette tache dorsale n'est jamais sur les rayons postérieurs. Quelques espèces de *Hyphessobrycon* ont été décrites avec seulement quatre dents internes au prémaxillaire, dont *melanopleurus* et *santae*. Si *H. melanopleurus* s'approche de notre espèce nouvelle par la position reculée de la nageoire dorsale, il s'en distingue aisément par la livrée (absence d'une tache sur la dorsale, présence d'une bande longitudinale) et par quelques données méristiques (rayons de l'anale) et morphométriques (hauteur du corps). Chez *H. santae* aussi, le début de la dorsale se situe dans la moitié postérieure du corps, mais cette espèce se distingue de *guarani* n. sp. par un corps plus élevé, des dents prémaxillaires plus larges, un nombre plus petit d'écailles longitudinales et transversales ainsi que par sa livrée.

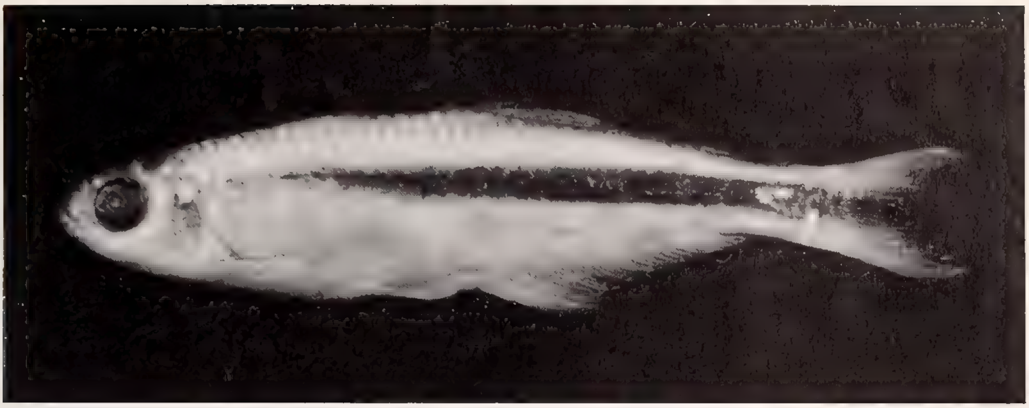


Fig. 3: *Hyphessobrycon procerus* n. sp., holotype (Rio Guyrau-gua à Ltr. Juan M. Frutos).

Hyphessobrycon procerus n. sp.

Matériel-type: Paraguay, dept. Caaguazu, Rio Guyrau-gua à Ltr. Juan M. Frutos, lg. F. Baud, C. Dlouhy et V. Mahnert, 16. IV. 1985: ♂ holotype (LS 32,9 mm) (MHNG 2385.68) et 28 paratypes (LS 22—33 mm, dont deux éclaircis en alizarine) (MHNG 2385.69).

L'holotype et les paratypes sont déposés dans les collections du Muséum de Genève; des paratypes ont été envoyés aux Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Museum Alexander Koenig, Bonn, Museo de Zoologia, Sao Paulo, et National Museum of Natural History, Washington.

Derivatio nominis: *procerus*, adjectif latin signifiant élancé.

Diagnose: Un *Hyphessobrycon* de taille moyenne, avec une bande noire longitudinale, prolongée sur les rayons centraux de la nageoire caudale, et sans tache humérale; écailles en série longitudinale 35 ou 36 (dont 8 à 11 perforées), 22 à 26 rayons branchus à la nageoire anale; le circumorbitaire SO_3 grand, son bord postérieur touchant presque le canal préoperculaire.

Description: Hauteur du corps 3,4—4,1, longueur de la tête 4,2—4,7, longueur du pédicule 7,5—8,8, distance prédorsale 1,66—1,80, distance préventrale 1,57—1,94, longueur de la dorsale (plus long rayon) 4,4—5,1, de la pectorale 4,3—4,7 (atteignant les ventrales) et longueur de la ventrale 6,7—7,8 (atteignant l'anale) dans la LS; diamètre de l'oeil 2,3—2,5, largeur interorbitaire (plus petite que le diamètre oculaire) 2,1—3,1 et longueur du museau 4,0—4,7 dans la longueur de la tête. Pédicule 1,13—1,36 fois plus long que haut. Ecailles en série longitudinale 35 ou 36, dont 8 à 11 perforées, 13 ou 14 écailles prédorsales en rangée régulière, 5 écailles au-dessus, 3½ ou 4 au-dessous de la ligne latérale; nombre de rayons des nageoires: dorsale située dans la moitié postérieure du corps, débutant légèrement en avant de la nageoire anale, D ii 8; P i 10—11, V i 6, A iii—v 22—26, rayons branchus 1 à 6 chez le mâle avec de minuscules crochets peu nombreux (environ 4), dans le tiers distal; une rangée d'écailles à la base des rayons du premier tiers de l'anale; caudale sans écailles; nombre de vertèbres (y compris l'appareil de Weber et l'urostyle) 37, dont 16 précaudales.

Bouche terminale (fig. 4d); profil supérieur régulièrement et légèrement convexe; ouverture nasale antérieure ovale, ouverture postérieure en forme de demi-lune et nettement plus grande que l'antérieure; fontanelle longue et étroite (fig. 4b), l'ethmoïde pénétrant entre les frontaux et formant ainsi le bord antérieur de la fontanelle.

Série circumorbitaire complète (fig. 4c), le SO$_3$ grand, ne laissant qu'une zone nue très étroite entre son bord postérieur et le canal préoperculaire; maxillaire très élancé, un peu plus court que le diamètre oculaire, atteignant le bord antérieur de la pupille, mais ne touchant pas le SO$_3$; dentaire élancé (fig. 4e); pseudotympan absent.

Six ou sept supraneuraux à peine ossifiés; premier ptérygophore de la nageoire dorsale s'intercalant entre la 13e et 14e vertèbre, celui de l'anale entre la 17e et 18e vertèbre. Ceinture pectorale: postcleithrum 1 absent, 2 et 3 de forme habituelle, extrascapulaire présent; articulation entre posttemporal et supracleithrum au niveau du bord inférieur de la fenêtre posttemporale; ceinture pelvienne: processus ischiatique long, sa branche dorsale se terminant en forme de T; squelette de la nageoire caudale typique des Tetragonopterinae. Neurocrâne (fig. 4a): rhinosphénoïde présent, mais très réduit, orbitosphénoïde profondément échancré aux bords antérieur et postérieur, ptérosphénoïde avec une nette échancrure (de position variable), processus du sphénotique trapu, dirigé vers l'arrière, canal supraorbitaire non au contact du canal supratemporal. Appareil hyomandibulaire semblable à celui d'un Tetragonopterinae généralisé, la fenêtre métaptérygoïde ovale; 4 rayons branchiostèges, 13 branchiospines lisses en bas, 6 à 8 en haut du premier arc branchial; pharyngobranchial 4 et cératobranchial 5 avec des plaques dentaires, pharyngobranchial 3 avec également quelques petites dents.

Denture (fig. 4e): Dents du prémaxillaire tricuspidées (cuspides alignées), arrondies, en deux rangées régulières, 4 ou 5 internes (chez le même individu il peut y avoir 4 à gauche et 5 à droite) et 3 externes (4 chez un exemplaire, sur un prémaxillaire); maxillaire très allongé, 2 ou 3 dents (4 chez un exemplaire), dont normalement deux tricuspidées, les restantes coniques; dentaire avec 4 grandes dents, à trois ou quatre cuspides, suivies de 7 ou 8 dents coniques diminuant graduellement.

Coloration (en formol, puis en alcool): jaunâtre, avec une légère réticulation sur le dos et la partie supérieure du corps, ainsi que des mélanophores parsemés sur la région supra-anale; région péritonéale sans mélanophores; sommet de la tête et museau (mâchoire supérieure et inférieure) avec de nombreux mélanophores, ainsi que quelques-uns sur l'opercule; une bande noire longitudinale au milieu du corps, qui commence peu nettement, par une agglomération de mélanophores, derrière l'opercule, et se poursuit, en s'élargissant légèrement, jusqu'au bout des rayons centraux de la nageoire anale, sans former une tache caudale distincte; tache humérale absente; membranes interradiales de la nageoire dorsale et anale parsemées de mélanophores, lobes de la caudale noircis; premiers rayons de la pectorale noircis.

Discussion: Cette espèce nouvelle nous semble assez proche d'une espèce au genre incertain (cf. Géry 1966) «*Hyphessobrycon*» *melanopleurus* Ellis, 1911 (localité-type: Alto da Serra, Sao Paulo, Brésil) par son allure générale, le corps assez élancé, la position reculée de la nageoire dorsale et par sa livrée (bande latérale). Elle s'en distingue par un corps moins élevé (3,4—4,1 chez *H. procerus* versus 3,2—3,5), des dents maxillaires moins nombreuses (2—4 versus 4 ou 5) et par la présence d'une rangée complète d'écailles prédorsales; de plus la nageoire dorsale est hyaline chez *procerus* (une bande noire oblique et diffuse est présente chez *melanopleurus*) et la bande latérale est très faiblement marquée dans le tiers antérieur du corps.

H. procerus n. sp. distingue des autres *Hyphessobrycon* à bande noire longitudinale qui forment le groupe (probablement artificiel) *Hyphessobrycon heterorhabdus*

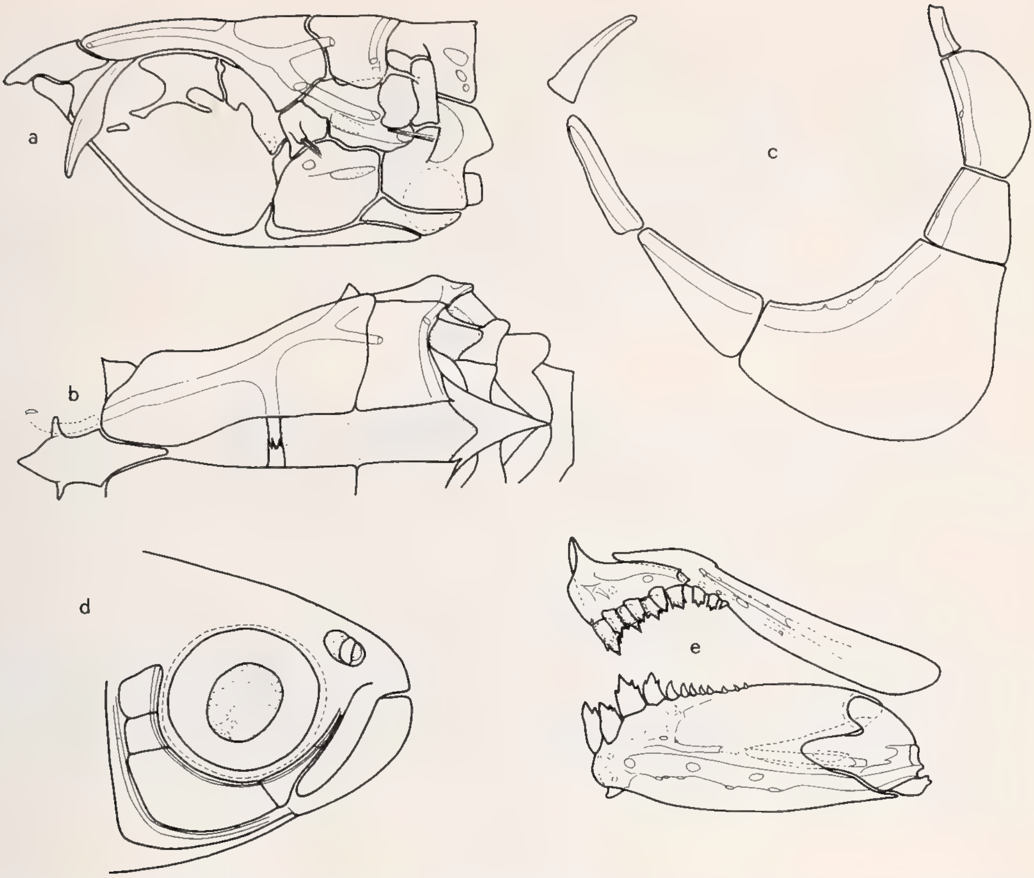


Fig. 4: *Hyphessobrycon procerus* n. sp.; a: neurocrâne, vue latérale; b: neurocrâne, vue dorsale (moitié gauche supprimée); c: os circumorbitaires; d: tête, vue latérale; e: prémaxillaire, maxillaire et dentaire.

(cf. Géry 1978), par de nombreux caractères, en particulier la denture. Seules deux espèces de ce groupe, caractérisées par des dents relativement étroites et un SO_3 large, entrent en ligne de compte dans une diagnose différentielle: *H. sovichthys* Schultz, 1944 (Venezuela) et *H. coelestinus* Myers, 1929 (Goyaz). La première espèce, qui n'a qu'une dent maxillaire et un habitus assez différent, nous semble assez éloignée de *H. procerus* sp. n. En revanche, *H. coelestinus*, dont les affinités avec «*H.*» *melanopleurus* sont encore à établir semble plus proche: l'examen de paratypes et de topotypes de *H. coelestinus* montre que cette espèce a des dents maxillaires relativement nombreuses, un SO_3 couvrant presque toute la joue et la dorsale le plus souvent un peu en arrière du milieu du corps. Toutefois les différences morphométriques, résumées dans le tableau suivant, sont assez considérables, surtout en ce qui concerne la hauteur du corps et la longueur de l'anale:

	H. coelestinus	*H. procerus* n. sp.
Dents maxill.	4 ou 5	2—3, rarement 4
Dents pmx. int.	5, les plus médianes parfois à 5 cuspides	4 ou 5, tricuspidées
LS/hauteur	2,5—3,0	3,4—4,1
Squamae transv.	6/4—4½	5/3½—4
Anale (rayons ramifiés)	14—17	24—26

Note biogéographique: Le Rio Guyrau-gua est un affluent du Rio Monday, qui se jette, à environ 10 km au sud de Pto Pte Stroessner, dans le Rio Alto Parana. Une chute à quelques kilomètres de l'embouchure représente probablement une barrière presque impossible à franchir pour la faune du Rio Alto Parana: la présence d'une espèce endémique de ce bassin n'est donc pas surprenante. Une deuxième espèce inédite du même genre a été pêchée au même endroit (malheureusement représentée par un spécimen unique), et d'autres espèces pourraient être découvertes dans les ruisseaux de montagne de la Cordillera de Ybytryruzu et les marécages formés par les affluents des Rio Capiibary et Ypety.

Remerciements

Nous remercions la Coopération technique suisse (COSUDE) et le Ministère de l'Agriculture et des Elevages du Paraguay, pour leur appui durant nos recherches sur le terrain. Notre gratitude va à notre ami Carlo Dlouhy (Asuncion), qui a contribué largement au succès de nos récoltes grâce à sa connaissance du pays et de sa faune ichtyologique.

Zusammenfassung

Zwei neue Salmler aus Ost-Paraguay werden beschrieben: *Hyphessobrycon guarani* n. sp. vom Rio Alto Parana und *H. procerus* n. sp. vom Rio Guyrau-gua. Bei beiden variiert die Zahl der inneren Prämaxillarzähne von vier bis fünf. Während *Hyphessobrycon procerus* offenbar dem *H. melanopleurus* Ellis aus Südost-Brasilien recht nahe steht, sind die Beziehungen von *H. guarani* unsicher; dies ist eine der wenigen Arten der Gattung, die einen schwarzen Fleck auf dem distalen Teil der Dorsalflosse aufweisen.

Bibliographie

Géry, J. (1966): A review of certain Tetragonopterinae (Characoidei), with the description of two new genera. — Ichthyologica — The Aquar. Journal 37 (5): 211—236.

— (1978): Characoids of the world. — t. f. h. Publ., Neptune City, H-961: 672 p. (1977).

—, V. Mahnert & C. Dlouhy (1987): Poissons Characoïdes non Characidae du Paraguay (Pisces, Ostariophysi). — Revue suisse Zool. 94 (2): 357—464.

Miquelarena, A. M., R. C. Menni, H. L. Lopez & J. R. Casciotta (1980): Descripcion de *Hyphessobrycon igneus* sp. nov. (Characidae Tetragonopterinae) y nuevas localidades para peces de agua dulce de la Republica Argentina. III. — Neotropica 26 (76): 237—245.

Ringuelet, R. A., A. M. Miquelarena & R. C. Menni (1978): Presencia en los alrededores de la Plata de *Characidium (Jobertina) rachowi* y de *Hyphessobrycon meridionalis* sp. nov. (Osteichthyes, Tetragonopterinae). — Limnobios 1 (7): 242—257.

Weitzman, M. (1985): *Hyphessobrycon elachys*, a new miniature Characid from Eastern Paraguay (Pisces: Characiformes). — Proc. biol. Soc. Wash. 98 (4): 799—808.

Dr. Volker Mahnert, Muséum d'Histoire Naturelle, Route de Malagnou, CH-1211 Genève 6, Suisse; Dr. Jacques Géry, Castels, Argentonesse, F-24220 Saint-Cyprien, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 315—330	Bonn, November 1987

Acoustic communication in the genus *Lynx* (Mammalia: Felidae) — comparative survey and phylogenetic interpretation

Gustav Peters

Abstract. Based on observations in captive animals and sonagraphic analysis a description of acoustic signals in *Lynx lynx* and *L. rufus* is presented. Both species have the same signal types; very probably these are common to all species of the genus *Lynx*. Quantitative differences exist in certain structural characteristics of some vocalizations of *lynx* and *rufus*, like in the pitch of their mews. Their acoustic repertoire includes about 10 to 12 signal types, a repertoire size corresponding to that of other Felidae and species in other families of the terrestrial Carnivora. According to signal type and structural dimension, the extent of variability within the three basic structural dimensions (amplitude, frequency, time) is different in the various signal types. In some types quantitative differences in certain structural parameters differentiate functionally separate signals. In respect of signal types present and their structural characteristics the acoustic repertoire of the genus *Lynx* shows probable synapomorphies with that of species in the genus *Felis* s. l. No synapomorphic characters are shared with the acoustic repertoire of species in the genus *Panthera*.

Key words. Mammalia, Carnivora, Felidae, *Lynx lynx, L. rufus,* acoustic communication, phylogenetic relationships.

Introduction

Within the limits of the rather uniform felid habitus the 'lynx' type is distinguished by the following characters: tufted ears, short tail, long legs in relation to body length, and relatively small head (Werdelin 1981). However, there is no agreement as to whether all species having these characters share them due to a common ancestor, and thus which species ought to be included in the genus *Lynx* — if *Lynx* is recognized as a genus at all in the generally unstable generic classification of the Felidae. Moreover, the phylogenetic position of the lynxes within this family is unclear, and there is no commonly accepted view as to which forms of lynx represent well defined species. A comparison of a few fairly recent surveys, even different publications by the same authors, illustrates this situation (e. g. Corbet 1978, 1984, Corbet & Hill 1980, 1986, Honacki et al. 1982, Nowak & Paradiso 1983, Tumlinson 1987).

In a detailed comparative morphological study of the lynxes, including Pleistocene fossil material, Werdelin (1981) arrived at the conclusion that *Lynx canadensis* Kerr, 1792, *L. lynx* (Linnaeus, 1758), *L. pardinus* (Temminck, 1824), and *L. rufus* (Schreber, 1776) are well defined species and sufficiently differentiated from other felids to be included in a genus of their own. Despite over-all similarity with the lynxes the caracal (*Caracal caracal* [Schreber, 1776]) is not closely related with them.

Recent phylogenetic studies of the Felidae, based on chromosome banding patterns (Kral & Zima 1980, Gripenberg et al. 1982, Kratochvil 1982), immunological (Collier & O'Brien 1985) and morphological data (Herrington 1986) concurringly put forward the interpretation that the lynxes are most closely related to the species of the genus *Panthera.* This view is in clear contrast to the concept of the phylogenetic position of the genus *Lynx* proposed by Hemmer (1978), using a large set of morphological, paleontological, physiological, karyological, and ethological data, or by Werdelin (1983) based on skull and dental morphology. Both authors argue that *Lynx* is most closely related to *Felis* s. str.

It is the aim of the present paper to present detailed technical information on vocalization in a felid genus for which nothing but anecdotal data has been published. The results of the analysis of the acoustic signals will then be discussed within the framework of the contradictory opinions on the phylogenetic relationships of the lynxes with the other species of the Felidae. As demonstrated earlier (e. g. Peters 1978, 1983, 1984a, Hemmer 1981) acoustic signals of felids as structurally well defined characters can yield useful clues in this respect.

Materials and methods

This study only deals with acoustic signals in *Lynx lynx* and *L. rufus.* No data are available for *L. pardinus* and only a short series of subdued mews was heard in an adult female of *L. canadensis* but could not be recorded. All observations drawn on and all tape recordings analyzed were done in captive animals in zoos or private animal parks. The scant published data on vocalization in lynxes will be discussed in the text where relevant. Detailed information on acoustic behaviour of wild lynxes is lacking.

Several sound types listed here are not documented on tape, others could not be recorded with a quality suitable for proper sonagraphic analysis. Signal types are only dealt with as far as unequivocal auditory identification was possible. Tables 1 and 2 list the material analyzed. Very few observations and recordings of acoustic communication in juveniles of both species

Table 1: Sonagraphic material analyzed in adult *Lynx lynx* and *L. rufus.*

species	signal type	no. analyzed (in no. of ♂)	no. analyzed (in no. of ♀)
L. lynx	mew	120 (4)	76 (1)
	purr		2 (2)
	yowl		8 (1)
	growl	2 (1)	
L. rufus	mew	7 (1)	35 (1)
	gurgle		2 (1)
	wah-wah		3 (1)
	yowl	3 (1)	
	growl		2 (1)

Table 2: Sonagraphic material analyzed in juvenile *Lynx lynx* and *L. rufus.*

species	age	signal type	no. analyzed	no. of individuals
L. lynx	4 days	mew	8	?
	1 month	mew	19	?
	3 months	mew	4	1 ♀
L. rufus	4½ months	mew	8	1
	10 months	purr	2	1 ♀, 1 ♂

could be made. Most recordings had to be done without the possibility to observe the animals while vocalizing. Therefore data on ontogeny of vocalization presented here are fragmentary.

All recordings of acoustic signals in *L. lynx* were done with a portable tape recorder UHER 4200 Report Stereo and a microphone SENNHEISER MD 421-2. Most recordings of *L. rufus* were done with portable tape recorders UHER 4000 Report IC or NAGRA 4.2 with a microphone SENNHEISER MKH 816T. Recording speed generally was 19 cm/s, and recording was on one track only. Both microphones have a similar reasonably flat frequency response in the range from 100 Hz to 10 kHz, the frequency range of the vocalizations in the species studied. With very few exceptions the input level was controlled manually and usually not changed during a coherent bout of vocalization under fairly constant conditions.

Sonagraphic analysis was done on a VOICEPRINT Model 4691A in two modes for most signals: normal/WB (300 Hz) and normal/NB (50 Hz), to attain maximal temporal resp. frequency resolution. Measurements of structural details in the sonagrams were done with a calibrated plastic overlay, mainly in the type of sonagram allowing the more accurate measurement of the respective parameter. Because of the inherent frequency inaccuracy of the sonagraph and additional measurement errors, frequency measurements are only given to the nearest 0.1 kHz, time measurements analogously to the nearest 0.01 s. Repetition rates are calculated according to method B as detailed by Scoville & Gottlieb (1978). Direct measurements of signal amplitude during recording were not made. Amplitude given in this paper represents the signals' loudness as perceived by the observer. No quantitative comparisons of amplitude of different sounds are possible because recording conditions were not standardized. The range and fidelity of structural details of an acoustic signal reproduceable in a sonagram, among other factors are influenced by recording conditions and quality. This general qualification pertains to all structural data presented below, especially to frequency parameters. Limitations of sonagraphic analysis as described by e. g. Davis (1964), Watkins (1967), or Gaunt (1983) have to be borne in mind.

In this publication the terms 'acoustic signal' and 'vocalization' are used for any type of sound the animals produce, 'vocal' signals are generated by oscillations ot the vocal chords, 'non-vocal' sounds in any other way. Acoustic signal types are defined primarily on the basis of their structural characteristics, including aspects on sound generating structures and mechanims as far as available. Functionally different derivatives of the same basic structural pattern are regarded as the same vocalization type within this concept.

Results

In the following text the acoustic signals of *L. lynx* and *L. rufus* will be dealt with both together type by type. Only data in which the two species differ will be listed separately. Subsequently, the few available data on ontogeny of vocalization in the lynxes will be presented in the same style. Many signal types can be mixed; mixed vocalizations will only be mentioned and not be discussed in detail.

Mew (Figs. 1a—e, 2a—c, f)

General description: Mews in lynxes usually are relatively short, with little pitch-change during the call. Forms with a clearly disyllabic sound pattern like the domestic cat's meow are uncommon. In both species mews are very variable in respect of amplitude, tonality, and pitch, *rufus* mews usually being higher-pitched than those of *lynx*. Low-amplitude forms usually are more tonal and more variable in pitch than high-amplitude mews. The mew is the most commonly listed lynx vocalization in the literature, under various names though (Lindemann 1950, Reschke 1960, Kunc & Stehlik 1968, Matjuschkin 1978, Stehlik 1978, Heptner & Sludskij 1980, McCord & Cardoza 1982, Tumlinson 1987). Mews can be coupled and mixed with various other signal types.

Behavioural contexts and functional aspects: The wide range of mews occurs in various behavioural contexts and forms of different amplitude, duration, tonality, and/or pitch very likely have different functions. In females tonal and relatively low-amplitude mews of variable pitch are most common for a few weeks after their kittens have left the den. These forms are close contact calls. Main calling activity in both female and male lynxes is during the mating season in early spring (Ognev 1962, Bürger 1966, Wayre 1969, Stehlik 1978, 1983, Heptner & Sludskij 1980). Then the animals may utter series of mainly intense mews with fairly regular intervals between the calls (Tembrock 1968). These mews are long-distance signals and serve to bring the partners together for mating. In addition to the two forms mentioned the wide range of mews is further differentiated functionally. An exact structural definition of different functional variants requires more data than available at present.

Structure: Most lynx mews have a duration of 0.4—0.7 s, only few are longer than 1 s; in fairly regular series they may be repeated at intervals of about 0.7—2 s. The frequency range of *lynx* mews is mainly from 0.2—5 kHz, of *rufus* 0.6—6 kHz; main components in the former are 0.8—2 kHz (cf. Tembrock 1963), in the latter 1—2.5 kHz. In both species tonal mews have their highest energy either in the fundamental or in the first harmonic. Tonal forms of different pitch differ in the frequency range of the fundmental and/or relative energy of fundamental, first harmonic and higher harmonics. Many intense mews show rapid amplitude modulation; generally they are vocal sounds.

Gurgle (Fig. 2d)

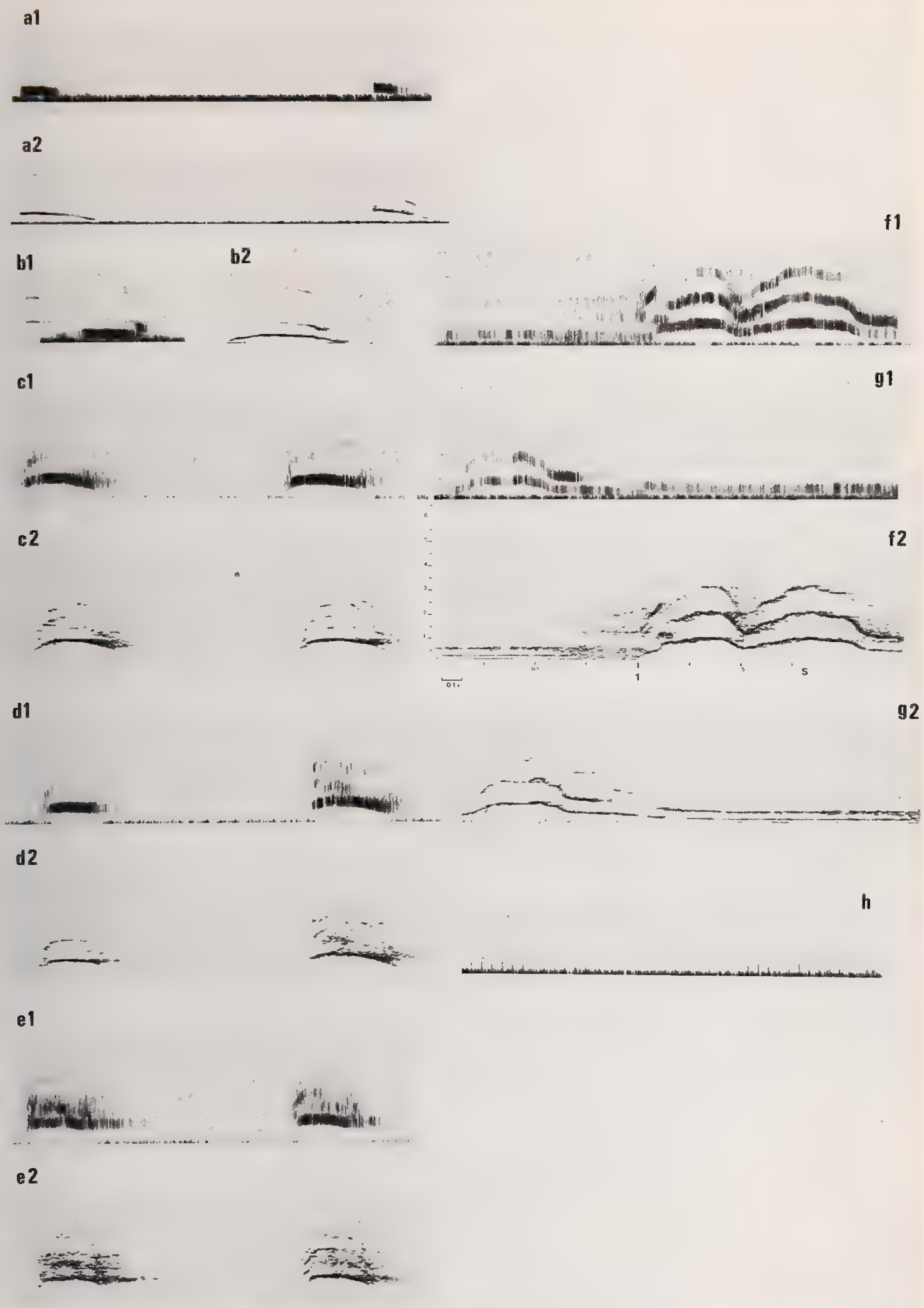
General description: In both species the gurgle is a short, atonal sound of low amplitude, fairly low and constant in pitch with short-phased rhythmical amplitude modulation. Often gurgles are coupled to or superimposed with mews. In *lynx* it was listed by Reschke (1960) and Tembrock (1970), in both species by Peters (1984b).

Behavioural contexts and functional aspects: Generally gurgles are close-range sounds and are most often heard in females with kittens, during courtship and mating, and friendly close-contact situations like greeting. In lynxes gurgles were observed in the first and last context listed. This acoustic signal probably has several functions, in females being an 'all is well' signal for her kittens, during greeting denoting appeasement or reassurance.

Structure: Gurgling probably is a vocal sound. Only two gurgles of a *rufus* female were available for analysis. Each is coupled to a short, faint mew, one preceding, the other following it. The frequency range is restricted to components below 1.3 kHz,

→

Figure 1: Acoustic signals of adult *Lynx lynx*. All sonagrams figured were analyzed on the same time basis and within the same frequency range. Therefore the one frequency and time axis shown is also applicable to the other sonagrams in the same figure. Sonagrams of the same vocalization(s) in different analysis modes have the same letter, e. g. a1 being the WB sonagram of the same sound that in the NB mode is figured in a2. This scheme is the same in all figures.
a.—c. Mews of low to medium intensity by a ♀. — d. One mew of low and the next of medium intensity by a ♂. — e. High intensity mews by the same ♂. — f.+g. Yowls of varying pitch by a ♀. — h. Purring by a ♀ (WB).


a1
a2
f1
b1
b2
c1
g1
kHz
6
5
4
3
2
1
c2
f2
0.5
1
.5
s
0.1 s
d1
g2
d2
h
e1
e2

with main frequencies 0.2—0.6 kHz. One gurgle consists of 9, the other of 5 single pulses, duration is 0.32 resp. 0.16 s. Pulse repetition rate in both is about 27 pulses per s.

Purr (Fig. 1h)

General description: Purring in both lynx species is very similar to its well-known equivalent in the domestic cat. It is a continuous low-amplitude murmuring sound, like rolling 'rrrrr', produced during both in- and exhalation. In *lynx* it was listed by Reschke (1960) and Tembrock (1970), in both species by Peters (1981).

Behavioural contexts and functional aspects: Purring in *lynx* and *rufus* was observed in hand-reared animals snuggling up to people and in females while nursing or licking their kittens. The functional significance of this vocalization in the Felidae is still controversial (Leyhausen 1979). Like the gurgle it seems to function as an 'all is well' signal and a general friendly close-contact sound. Because of its very low amplitude it is only effective at very close range and body contact between sender and receiver may be important.

Structure: The exact mechanism of the production of purring in the Felidae is not yet established. Purring of two *lynx* females was available for analysis. The duration of this vocalization varies between less than 1 s to minutes on end. Frequency components present are from below 0.1 to about 7 kHz, with all major frequencies below 1 kHz. Pulses repeat at about 20 per s, indicative of a fundamental frequency of purring of around 20 Hz, being a little bit higher during expiration than during inspiration.

wah-wah (Fig. 2g)

General description: The term chosen for this sound type is onomatopoetic. In both species it is usually uttered in short bouts. A single wah is a muffled, short, atonal vocalization of low amplitude, sometimes with some tonal superimposition. Within a wah-wah bout the single sounds are relatively stereotyped and follow each other at fairly regular intervals. Forms of wah-wah fully mixed with another vocalization type are not known.

Behavioural contexts and functional aspects: The situations in which wah-wahs occur are diverse and allow no safe clue as to their function. Most often it was heard during close approaches by two animals or when a lynx was approached by a human observer. These contexts are equivalent to those in which wah-wah was observed in other felid species (Peters 1983). Most likely this sound represents an acoustic displacement activity. Its meaning to a conspecific receiver is not clear; it may include a slight threat.

Structure: Structures and processes involved in the production of this sound are not established, contribution by the vocal chords seems possible. One bout of wah-wah in a *rufus* female was available for analysis. It consists of 3 single sounds of about 0.1 s each within 0.9 s. The interval between the first and second wah is shorter than the next interval. Frequencies are fairly evenly distributed in the range from 0.3 — about 6.5 kHz. Slight structural differences between the wahs in this bout analyzed are probably due to their different tonal superimpositions.

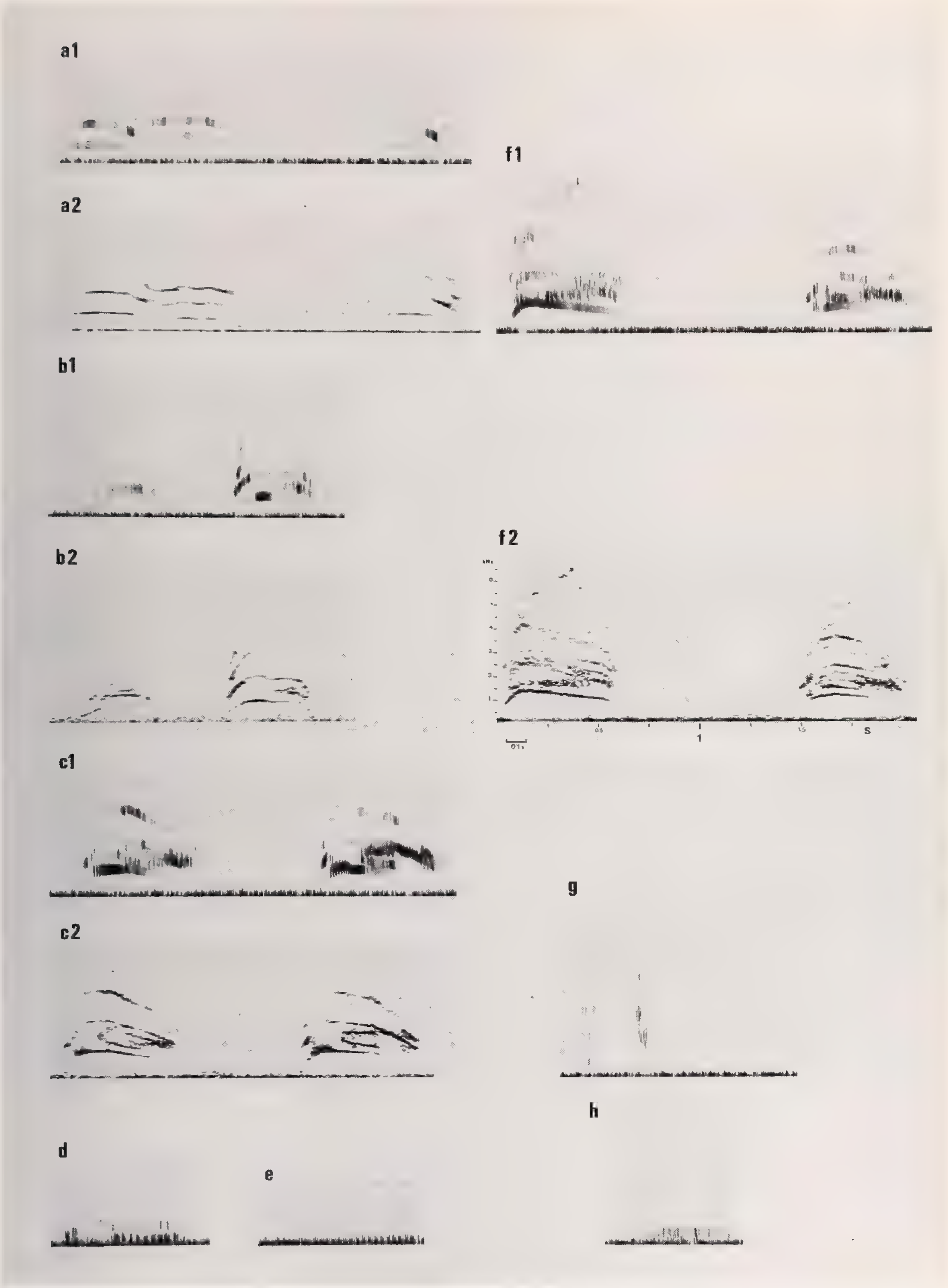


Figure 2: Acoustic signals of adult *Lynx rufus*. a. Mews of low intensity by a ♂. — b.+c. Mews of low and medium intensity by a ♀. The calls in c show rhythmical amplitude modulation. — d. A gurgle coupled to a faint preceding mew by a ♀ (WB). — e. Growling by a ♀ (WB). — f. Medium intensity mews by a ♀. — g. wah-wah by a ♀ (WB). — h. An exhalatory hiss by a ♀ (WB).

Spit

General description: The spit of lynxes is equivalent to spitting in the domestic cat and all other Felidae (Wemmer & Scow 1977). It is a very short, relatively intense, explosive burst of noise. Spits are rather stereotyped and cannot be mixed with other vocalization types. Quite often spits fade into a hiss.

Behavioural contexts and functional aspects: Spitting may occur during threatening behaviour and fights and is also used in interspecific threats, e. g. towards a human observer. It is an acoustic threat signal and denotes a defensive motivation in the sender.

Structure: The mechanism by which spitting is produced is not known, contribution by the vocal folds seems likely. No recordings of this vocalization in lynx were available for analysis. Because of the over-all similarity of this sound type in the Felidae it is safe to assume that its duration is about 0.01—0.02 s, and frequency components are fairly evenly distributed from about 0.1 — above 7 kHz, like in other felids.

Hiss (Fig. 2h)

General description: Lynx hissing is equivalent to the domestic cat's hiss; this type of vocalization is rather uniform in the Felidae. It is an atonal sound of variable duration, low to medium in intensity, usually produced during exhalation but sometimes also during inhalation. Mixed forms with other acoustic signal types are not known.

Behavioural contexts and functional aspects: Hissing may occur during agonistic close-range encounters like spitting. It is typical of an ambivalent motivation in the sender, denoting readiness to attack and/or defence resp. withdrawal.

Structure: It is not clear in which way hissing is produced and whether there are two different forms of this vocalization in the Felidae as argued by Reschke (1960). Only one poor recording of hissing in a *rufus* female was available for analysis, consisting of one inhalatory and two exhalatory hisses. Duration of the former is 0.3 s, of the two latter 0.3 s resp. 0.5 s. Frequencies are fairly evenly distributed in the range below 5 kHz, with the main components below 1 and between 2.5—3.5 kHz.

Growl (Fig. 2e)

General description: Like the other agonistic acoustic signals equivalent to growling in other felids. It is variable in duration, often prolonged, low in pitch and regularly pulsed, sounding like a deep rolling 'rrrr'. Growling may have a tonal component of variable pitch with frequency modulation, especially in mixed forms.

Behavioural contexts and functional aspects: Occurs in the same situations as spitting and hissing, denoting an aggressive motivation in the sender. Continued growling indicates readiness to attack.

Structure: Growling probably is a sound produced in the larynx. Based on the little recording material available for analysis, pure forms are restricted to the frequency range below 1 kHz. Growling is pulsed at a rate of about 50—60 pulses per s. Duration is variable, but usually this vocalization lasts for several seconds. In long forms that last for several respiratory cycles the short inhalatory phases are also 'noisy' but generally growling is an exhalatory sound.

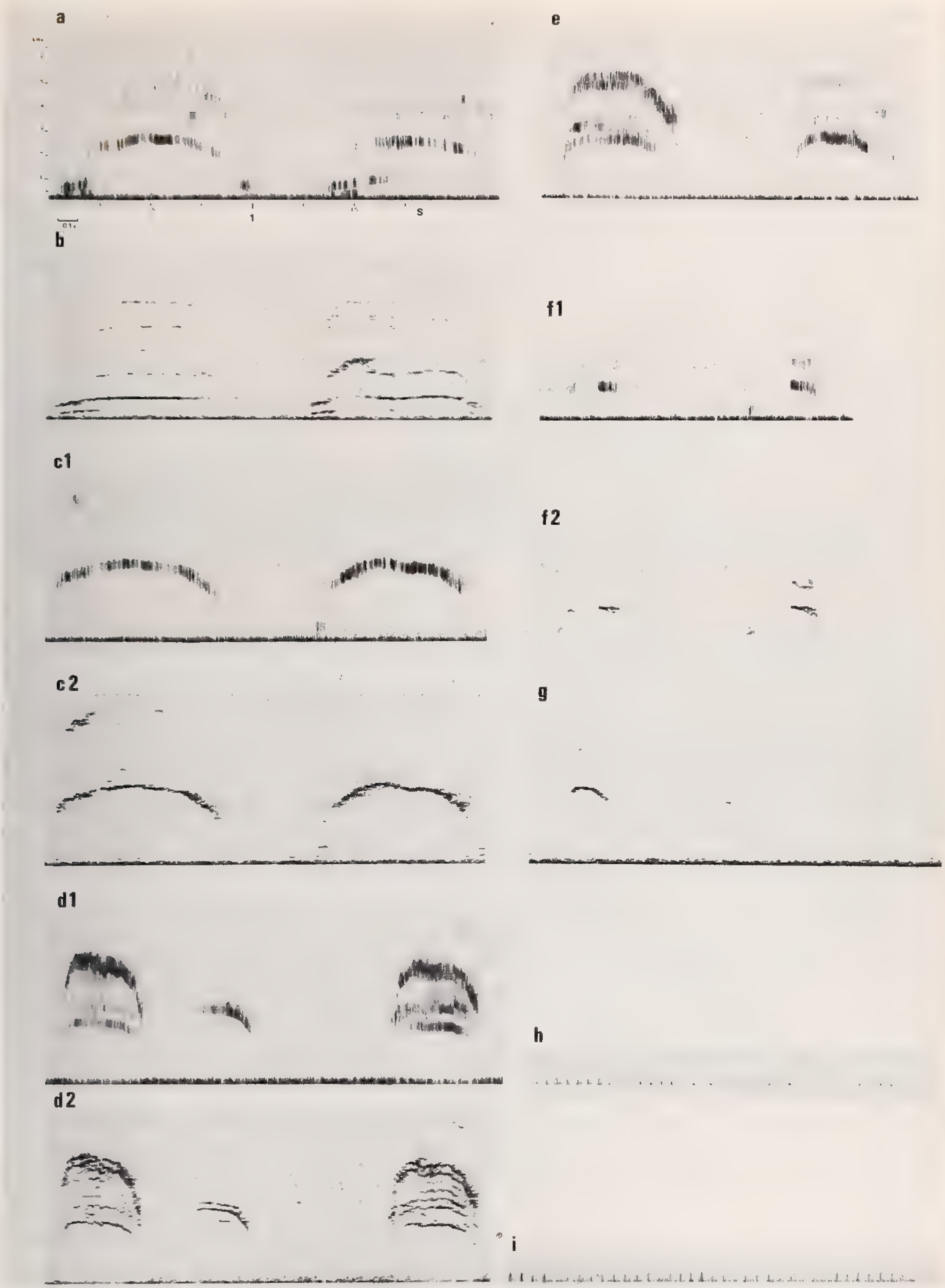


Figure 3: Acoustic signals of juvenile *Lynx lynx* and *L. rufus*. a.—c. Mews of different intensity and tonal quality by a 4-day-old *L. lynx*; a. (WB), b. (NB). — d.+e. Mews of different intensity and tonal quality by a juvenile *L. lynx* 1 month old; e. (WB). — f. Tonal mews by a juvenile *L. lynx* ♀ 3 months old. — g. Tonal mews by a juvenile *L. rufus* about 4½ months old (NB). — h.+i. Purring in *L. rufus* juveniles about 10 months old, h. a ♂, i. a ♀ (WB).

Yowl (Figs. 1f, g)

General description: In both species this is a vocalization of variable intensity, duration, pitch, and tonality, usually it is prolonged. Frequency modulation is common. Often it is mixed with growling. Yowling was also listed in *lynx* by Reschke (1960) and Tembrock (1970).

Behavioural contexts and functional aspects: Yowls were heard in various situations like females play-fighting with their kittens, being pestered by their kittens or a male and female lying close together expecting to be fed by their keeper. Probably yowling represents a mild to medium intensity threat. The functional significance of changes in pitch during the vocalization and changes in other structural parameters is not known.

Structure: Yowling is a vocal sound. Its duration may be less than 1 s, but usually is a few s. Normally it is produced during exhalation but perhaps can also be performed during short inhalatory phases between the exhalatory phases. Tonal forms resp. tonal sections of yowling have a frequency range from about 0.5—6 kHz with the main components between 0.8—2.2 kHz. Low growly forms are mainly restricted to the range below 1 kHz. With changing pitch main energy of the call is in the fundamental or first harmonic, the relative intensity of higher harmonics also varies.

Snort

General description: In both species the snort is a soft nasal exhalation of variable duration, usually sustained for a few seconds. It is hardly audible and it is not clear whether it constitutes an acoustic signal between conspecifics. Only Stehlik (1978) listed this sound in *lynx;* it is non-vocal.

Behavioural contexts and functional aspects: The situations in which this sound was observed correspond to those in which it was mentioned for Pallas' cat, *Felis manul* Pallas, 1776 by Heran (1967). Males and females produce it when threatening humans at close approach, accompanied by facial expressions and postures typical of felid threat behaviour (cf. Leyhausen 1979). Therefore, the snort may serve as an acoustic threat signal at very close range.

Structure: No structural details can be presented because no recordings were available for analysis. Probably a snort is similar to white noise with frequencies fairly evenly distributed over the whole analysis range.

Chatter

General description: Only observed in *lynx* and similar to the equivalent sound in the domestic cat described by Leyhausen (1979) as a smacking sound caused by rhythmical clashing of the jaws. It is not known whether the chatter represents an acoustic signal.

Behavioural contexts and functional aspects: Chattering in *lynx* occurred in situations like in the domestic cat when an animal is close to desirable prey that is out of its reach, e. g. behind a fence. It represents an acoustic displacement activity. In this respect it is probably similar to wah-wah. However, the latter very likely is an acoustic signal between conspecifics the meaning of which to the receiver is not yet clear.

Structure: No structural data are available for this non-vocal sound.

Ontogeny of vocalization

In both species recordings documenting ontogeny of vocalization and relevant observations are so scanty (Table 2) that the following text cannot present a proper analysis of this aspect of lynx vocalization. It is a cursory treatment of the data available. A relatively detailed description of ontogeny of vocalization in *lynx* is found in Lindemann (1955) but no structural data are presented. According to this publication distress calls, contact calls, purring, hissing and other sounds are already present by the end of the first month and in young *lynx* about 7 months old the acoustic repertoire is equivalent to that of adults. In this paper, only forms will be listed that were analyzed on the sonagraph.

Mew (Figs. 3a—g)

General description: Mews of juveniles in both species are similar to domestic cat kitten mews but usually shorter. They are variable in intensity, pitch, duration, and tonality, lower intensity forms normally being more tonal and higher in pitch. The latter forms can be considerably higher in pitch than equivalent sounds in domestic cat kittens. Like in adults, disyllabic forms of mews in young lynxes are uncommon. With age mews change their pitch and the rate of occurrence of different forms changes.

Behavioural contexts and functional aspects: The situations in which mews occur also change with age. In young kittens they are most common in distress, e. g. if the animals are hungry, cold, or feel pain. In such situations mews usually are high-amplitude and relatively atonal. Later when the kittens start to leave the den low-intensity mews of mainly tonal character serve as close contact calls with the mother and siblings. However, high-intensity forms are still present and are uttered in situations of distress, e. g. when a kitten is separated from its siblings and mother. So, like in adults variation in certain structural parameters differentiates functionally different mews, and mews may change their function during ontogeny.

Structure: Mews are vocal sounds. Basically these calls of juveniles resemble those of adults. In juveniles their frequency components are in a higher range as obvious in a comparison of the figures presented. The pitch of *rufus* mews usually is higher than that of *lynx* kittens of the same age. Frequency modulation in juvenile mews is more pronounced than in adults. The main energy in mew distress calls of *lynx* kittens is in a lower frequency range during the first days after birth than during further development, and only then drops continuously. This phenomenon is also known in other felids (Peters 1978).

Purr (Figs. 3h, i)

General description: The purring of juveniles is similar to that of adults.

Behavioural contexts and functional aspects: The examples of purring in *rufus* observed were heard while the juveniles that hat been hand-reared snuggled up to humans. In kittens purring very probably is an acoustic signal of contentment.

Structure: Fully equivalent in all respects to purring in adults. It is interesting to note that in certain structural characters of purring like pulse repetition rate (i. e. fundamental frequency) there seems to be no or hardly any ontogenetical change.

Table 3: Acoustic repertoire of the genus *Lynx* (observation listed only if not documented on tape).

signal type	documented in		observed in	
	lynx	*rufus*	*lynx*	*rufus*
mew	+	+		
gurgle		+	+	
purr	+	+		
wah-wah		+	+	
spit			+	+
hiss		+	+	
growl	+	+		
yowl	+	+		
(snort)*			+	+
(chatter)*			+	

* may be no acoustic signal

Discussion

Published data on vocalization in the genus *Lynx* give no reliable information as to the existence of other types of acoustic signals in these species than those described here. Nevertheless, few additional types may be present. Like in other felids, courtship and/or mating are likely to be accompanied by specific vocalizations and the signal repertoire during agonistic behaviour may be even more diverse. Therefore, 10—12 signal types seems to be a good estimate for the repertoire size in lynxes; this is in agreement with other species of the Felidae. Similar to most terrestrial carnivores some types structurally are quite stereotyped whereas others show large variability and form graded systems with other types. Within the same type variation within certain parameters may separate functionally different sounds.

The mew, spit, hiss, and growl (and possibly other additional agonistic signal types) are common to all Felidae. The other signal types present in the genus *Lynx* are only shared with certain felid taxa.

The gurgle is established in a large number of felids and very probably is common to all but 6 species of this family. These species have an acoustic signal type that structurally is similar and functionally equivalent to the gurgle. This is prusten in *Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821), *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), *P. tigris* (Linnaeus, 1758), and *P. uncia* (Schreber, 1775) and puffing in *P. leo* (Linnaeus, 1758) and *P. pardus* (Linnaeus, 1758) (Peters 1978, 1984a, b). The felid species for which the relevant vocalization is not yet documented are all likely to produce the gurgle, none is likely to have prusten or puffing. In having the gurgle *Lynx* is clearly differentiated from the felid group including *Neofelis* and *Panthera.*

The long-standing question which felids are able to purr and which are not (Pocock 1917, Peters 1981) is not yet answered definitively. In the felid classification detailed in Honacki et al. (1982) purring is established in the genera *Acinonyx, Felis,* and *Lynx.* There are no such structural details based on modern sound analysis techniques in *Neofelis* and *Panthera.*

The wah-wah sound is a peculiar felid vocalization which in addition to the lynxes is only documented in *Felis concolor* Linnaeus, 1771 (Peters 1978) and *Lynx caracal* (Schreber, 1776) (Peters 1983). In addition, it is known in *F. yagouaroundi* E. Geoffroy, 1803 (pers. obs.) and *F. aurata* Temminck, 1827, *F. serval* Schreber, 1776, and *F. temmincki* Vigors and Horsfield, 1827 (B. A. Leyhausen, pers. comm.). Based on observations of felid acoustic communication for more than 15 years, it seems fairly safe to state that wah-wah is highly unlikely to be present in considerably more felid species than listed here. There is not the slightest evidence for its occurrence in *Neofelis* or *Panthera.*

The yowl is only mentioned in very few technical studies of felid acoustic communication like Reschke (1960) and McKinley (1981). Lynxes share this sound type with *Felis,* it is not known in *Neofelis* or *Panthera.*

Even if the snort and the chatter do not represent acoustic signals the presence of this typical behaviour in the various species of the Felidae seems to be relevant. In addition to the lynxes, snorting is only documented in the manul (Heran 1967). There is, however, some indication that it may also occur in other *Felis* (B. A. Leyhausen, pers. comm.). A definitive statement requires more detailed data and analyses. No behavioural pattern similar to snorting in lynxes was ever observed in *Neofelis* or *Panthera.* The only other felids in which chattering is known belong to the genus *Felis,* and again nothing similar is documented in *Neofelis* or *Panthera.*

Of the vocalizations in the genus *Lynx* not common to all Felidae, none is shared with *Neofelis* and/or *Panthera.* Moreover, acoustic signal types peculiar to species of the latter two genera (Peters 1978) are not present in *Lynx.*

According to signal type, conformities of *Lynx* with other felids are diverse. Where they are present with only a few species these are mainly in the genus *Felis* s. str. The wah-wah sound shows correspondence with species like the puma, African golden cat or jaguarundi.

Phylograms of the Felidae presented by Collier & O'Brien (1985) and Herrington (1986) both place *Lynx* and *Panthera* as closely related, sharing a direct common ancestor. As hypotheses, these phylograms must be testable within the set of vocalization data presented here. It is not argued that vocalization data are definitive evidence for the construction of phylogenetic trees but that if the phylograms presented by the above mentioned authors are correct the vocalization data ought to fit in without inconsistencies.

Several felid acoustic signals not common to all species of this family can be discussed within this framework. If *Lynx* and *Panthera* share a direct common ancestor and *Neofelis* branched off considerably earlier — before other species like the puma and cheetah (Collier & O'Brien 1985) — the presence of prusten in the clouded leopard but not in lynxes needs to be explained. *Lynx* shares its relevant vocalization, the gurgle, with all other Felidae except *Neofelis* and *Panthera.* Unless it is argued that these sound types evolved convergently in the felids several times the distribution of prusten, puffing and gurgling clearly contradicts a close phylogenetic relationship of *Lynx* and *Panthera.* Within the Felidae the gurgle is regarded as a plesiomorph vocalization type, prusten and puffing are apomorph. Another apomorph acoustic signal type is the wah-wah. Lynxes share this characteristic with various species, none of them belonging to the genus *Panthera.* Yowling is also not documented in any *Panthera* but several *Felis.* Even if they are no communicatory signals the snort and the chatter as typical behaviour patterns of lynxes similarly are also present in some *Felis* but in no *Panthera.*

The vocalization data presented clearly show that *Lynx* and *Panthera* are not closely related but the lynxes show more affinities to species of the genus *Felis* s. l. A substantiated statement on the phylogenetic tree of the Felidae ought to be based on ample data from various fields of evidence. The time given for the split between *Lynx* and *Panthera,* 2 million years B. P., (Collier & O'Brien 1985) 'is a time at which there are already several species of *Lynx* closely related to if not identical with the modern species' (Werdelin in litt.).

Acknowledgements

The observations and recordings for this study were done in Duisburg, Helsinki, and Krefeld Zoo and at the National Zoo, Washington, D. C. The stays at the latter institution were made possible through Smithsonian and FONZ grants kindly extended by Dr. D. G. Kleiman. I am grateful to the directors of these zoos and the keepers in charge of the cats for their support, and want to thank Dr. L. Werdelin who kindly discussed various aspects of lynx phylogeny with me.

Zusammenfassung

Das Lautrepertoire von *Lynx lynx* und *L. rufus* ist aufgrund von Beobachtungen an Zootieren und sonagraphischen Analysen beschrieben. Beide Arten besitzen dieselben Lauttypen, die sie sehr wahrscheinlich auch mit den anderen Arten der Gattung *Lynx* gemeinsam haben. In einigen Strukturmerkmalen bestimmter Lautformen existieren zwischen *L. lynx* und *L. rufus* quantitative Unterschiede, so etwa in der Tonhöhe ihrer Mauzer. Ihr Repertoire umfaßt wie bei anderen Feliden und auch Arten aus anderen Familien der landlebenden Carnivora ungefähr 10—12 Lauttypen. Der Umfang struktureller Varianz in den drei Grundparametern (Amplitude, Frequenz, Zeit) ist in den einzelnen Lauttypen je nach Parameter verschieden. Quantitative Unterschiede in bestimmten Strukturmerkmalen trennen innerhalb einzelner Lauttypen Signale unterschiedlicher Bedeutung. Die Gattung *Lynx* weist in der Zusammensetzung ihres Lautrepertoires und der Struktur einzelner Lauttypen wahrscheinlich synapomorphe Ähnlichkeiten mit Arten der Gattung *Felis* s. l. auf, mit Arten der Gattung *Panthera* bestehen keine derartigen Merkmalsübereinstimmungen.

References

Bürger, M. (1966): Breeding of the European lynx *Felis lynx* at Magdeburg Zoo. — Int. Zoo. Yb. 6: 182—183.

Collier, G. E. & S. J. O'Brien (1985): A molecular phylogeny of the Felidae: immunological distance. — Evolution 39: 473—487.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. — British Museum (NH), London & Cornell Univ. Press, Ithaca.

— (1984): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. Supplement. — British Museum, London.

— & J. E. Hill (1980): A world list of mammalian species. — British Museum (NH), London & Cornell Univ. Press, Ithaca.

— & — (1986): A world list of mammalian species. 2nd ed. — British Museum (NH), London.

Davis, L. I. (1964): Biological acoustics and the use of the sound spectograph. — Southwest. Nat. 9: 118—145.

Gaunt, A. S. (1983): On sonograms, harmonics, and assumptions. — Condor 85: 259—261.

Gripenberg, U., V. Söderlund, C. Wahlberg & L. Blomqvist (1982): Comparison of chromosome banding patterns in the snow leopard (*Panthera uncia*) and in other felids.

— In: Blomqvist, L. (ed.): International pedigree book of snow leopards, *Panthera uncia*, vol. 3, 135—138. Helsinki Zoo, Helsinki.

Hemmer, H. (1978): The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. — Carnivore 1: 71—79.

— (1981): Die Evolution der Pantherkatzen — Modell zur Überprüfung der Brauchbarkeit der HENNIGschen Prinzipien der phylogenetischen Systematik für wirbeltierpaläontologische Studien. — Paläont. Z. 55: 109—116.

Heptner, V. G. & A. A. Sludskij (1980): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 3: Raubtiere (Feloidea). — Gustav Fischer, Jena.

Heran, I. (1967): Beitrag zur Ethologie des Manul, *Otocolobus manul* (Pallas, 1776) (Felidae, Mammalia). — Sb. nar. mus. Praze 23: 33—64, 4 Tafeln.

Herrington, S. J. (1986): Phylogenetic relationships of the wild cats of the world. — Ph. D. dissertation, Univ. of Kansas, Lawrence (unpubl.).

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world. — Allen Press & ASC, Lawrence.

Kral, B. & J. Zima (1980): Karyosystematika čelidi Felidae. — Gazella 2: 45—53.

Kratochvil, J. (1982): Karyotyp und System der Familie Felidae (Carnivora, Mammalia). — Folia zoologica 31: 289—304.

Kunc, L. & J. Stehlik (1968): Haltung und Zucht von Luchsen (*Lynx lynx*) im Zoologischen Garten Ostrava. — Freunde d. Kölner Zoo 11: 97—99.

Leyhausen, P. (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. — Paul Parey, Berlin & Hamburg.

Lindemann, W. (1950): Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. — Z. Tierpsychol. 7: 217—240.

— (1955): Über die Jugendentwicklung beim Luchs (*Lynx l. lynx* Kerr.) und bei der Wildkatze (*Felis s. silvestris* Schreb.). — Behaviour 8: 1—45.

Matjuschkin, E. N. (1978): Der Luchs *Lynx lynx*. — Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 517. A. Ziemsen, Wittenberg, Lutherstadt.

McCord, C. M. & J. E. Cardoza (1982): Bobcat and lynx (*Felis rufus* and *F. lynx*). — In: Chapman, J. A. & G. A. Feldhamer (eds.): Wild mammals of North America. Biology, management, economics, 728—766. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore & London.

McKinley, P. (1981): Cluster analysis of the domestic cat vocal repertoire. — Ph. D. dissertation, Univ. of Maryland, College Park (unpubl.).

Nowak, R. M. & J. L. Paradiso (1983): Walker's mammals of the world. 4th ed., vol. II. — Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore & London.

Ognev, S. I. (1962): Mammals of the USSR and adjacent countries. vol. III: Carnivora (Fissipedia and Pinnipedia). — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Peters, G. (1978): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). — Spixiana, Suppl. 1: 1—206.

— (1981): Das Schnurren der Katzen (Felidae). — Säugetierk. Mitt. 29: 30—37.

— (1983): Beobachtungen zum Lautgebungsverhalten des Karakal, *Caracal caracal* (Schreber, 1776) (Mammalia, Carnivora, Felidae). — Bonn. zool. Beitr. 34: 107—127.

— (1984a): A special type of vocalization in the Felidae. — Acta zool. fenn. 171: 89—92.

— (1984b): On the structure of friendly close range vocalizations in terrestrial carnivores (Mammalia: Carnivora: Fissipedia). — Z. Säugetierk. 49: 157—182.

Pocock, R. I. (1917): The classification of existing Felidae. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 20: 329—350.

Reschke, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. — Diplomarbeit, Zool. Inst. d. Humboldt-Univ., Berlin (unpubl.).

Scoville, R. & G. Gottlieb (1978): The calculation of repetition rate in avian vocalizations. — Anim. Behav. 26: 962—963.

Stehlik, J. (1978): Zur Ethologie, insbesondere zur Fortpflanzung von Luchsen in Gefangenschaft. — In: Festetics, A. (ed.): Der Luchs in Europa, 196—215. Kilda-Verlag, Greven.

— (1983): Le comportement sexuel du lynx boréal (*Lynx lynx*). — Mammalia 47: 483—491.

Tembrock, G. (1963): Acoustic behaviour of mammals. — In: Busnel, R.-G. (ed.): Acoustic behaviour of animals, 751—786. Elsevier, Amsterdam, London, New York.

— (1968): Land mammals. — In: Sebeok, T. A. (ed.): Animal communication, 338—404. Indiana Univ. Press, Bloomington & London.
— (1970): Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. — Milu 3: 78—96.
Tumlinson, R. (1987): *Felis lynx*. — Mammalian Species No. 269, American Society of Mammalogists.
Watkins, W. A. (1967): The harmonic interval: fact or artefact in spectral analysis of pulse trains. — In: Tavolga, W. N. (ed.): Marine bioacoustics, vol. 2, 15—41. Pergamon Press, New York.
Wayre, P. (1969): Breeding the European lynx *Felis l. lynx* at the Norfolk Wildlife Park. — Int. Zoo Yb. 9: 95—96.
Wemmer, C. & K. Scow (1977): Communication in the Felidae with emphasis on scent marking and contact patterns. — In: Sebeok, T. A. (ed.): How animals communicate, 749—766. Indiana Univ. Press, Bloomington & London.
Werdelin, L. (1981): The evolution of lynxes. — Ann. zool. fenn. 18: 37—71.
— (1983): Morphological patterns in the skulls of cats. — Biol. J. Linn. Soc. 19: 375—391.

Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, Germany (FRG).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 331—339	Bonn, November 1987

Zum Eiablageverhalten von *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Hym.: Ichneumonidae)

Karl-Heinz Lampe

Abstract. *Kristotomus triangulatorius* and *Monoblastus marginellus* (Ichneumonidae: Tryphoninae) are solitary ectoparasitoids of the larvae of *Apethymus braccatus* (Tenthredinidae), a sawfly living on oak. The two unipedicellate egg-types with the specific anchor-apparatus are shown in Fig. 1. The females of *M. marginellus* lay their eggs on the lateral sides of the thorax of the host larvae (Fig. 2), whereas egg-laying of *K. triangulatorius* is variable. Under natural conditions they prefer the lateral place just behind the head capsule (Fig. 2). Under laboratory conditions, however, more eggs are laid on the dorsal region of the host larvae (Fig. 3). This phenomenon cannot be explained by superparasitism only (Fig. 4). Nearly all eggs of both species are placed in an area of the host's body where they cannot be reached by the mandibles of the victim. By preferentially attacking fullgrown host larvae the two parasitoid species reduce the risk of egg-loss during the last moult of the host larvae (about 50 %). Since the females of *K. triangulatorius* and *M. marginellus* cannot discriminate parasitized host larvae from unparasitized ones the occurrence of super- and multiparasitism in the laboratory follows the laws of random distribution. Search-flight-behaviour of the females of *M. marginellus* is aggressive resulting in a more or less regular partitioning of flight space near the ground intraspecifically but interspecifically females of *K. triangulatorius* are forced away into the higher flight area of the oak trees. If host larvae are parasitized in this region they let themselves fall down to the ground and cannot be reached by *K. triangulatorius* for a second time. Therefore superparasitism is rare (Fig. 5) and the eggs of this parasitoid are regularly distributed. Multiparasitism, mainly caused by *M. marginellus*, reduces total efficiency of both parasitoid species (Fig. 5).

Key words. Hymenoptera, *Apethymus braccatus*, parasitoids, egg structure, oviposition behaviour, competition.

Einleitung

Die Biologie der Eichenblattwespe, *Apethymus braccatus* Gmelin, ist von Gregor & Martinek (1954) in der Slowakei untersucht worden. Die ♀ fliegen im Herbst und legen ihre Eier in taschenartige Vertiefungen der Rinde junger Eichenzweige. Nach der Überwinterung im Eistadium schlüpfen die Erstlarven (L1) im zeitigen Frühjahr. Die ersten sechs Larvenstadien ernähren sich von den noch jungen Eichenblättern. Das letzte Larvenstadium (L7) nimmt keine Nahrung mehr auf. In Norddeutschland begeben sich diese „Eonymphen" Anfang Juni in die Bodenstreu und bauen eine glatte Erdhöhle. Eine Kokonbildung entfällt. Die Tiere verpuppen sich im August und schließen mit dem Schlüpfen im September ihre univoltine Entwicklung ab. Bis zum Kahlfraß führende Massenvermehrungen sind mehrfach bekannt geworden, z. B. aus Dänemark (Escherich 1942), aus der ČSSR (Gregor & Martinek 1954) und aus Ost-Österreich (Pschorn-Walcher 1982).

An parasitoiden Gegenspielern von *A. braccatus* listet Herting (1977) drei Arten auf: die von Gregor & Martinek (1954) gezogene Ichneumonidae *Absyrtus vicinator*

Thunberg und die von Hinz bei der Eiablage angetroffenen ♀ von *Kristotomus triangulatorius* (Grav.) und *Monoblastus marginellus* (Grav.) (s. Kerrich 1952). Letztere gehören unter den Ichneumonidae zu den Tryphoninae, einer Unterfamilie, deren Vertreter überwiegend Blattwespenlarven (Tenthredinoidea) attackieren (Ausnahme: Tribus Phytodietini und zahlreiche Eclytini an Lepidoptera-Larven). Ein besonderes Charakteristikum der ausschließlich solitär ektoparasitoiden Arten sind die einen Anker tragenden Eier. Diese werden bei der Parasitierung am Wirt befestigt, indem der Anker in die Larve eingestochen wird. Im Gegensatz zum Gros anderer ektoparasitoider Hymenoptera lähmen die Tryphoninae ihre Wirte bei der Eiablage meist nicht (und wenn, dann nur kurzzeitig). Die befallenen Wirtslarven können noch Nahrung aufnehmen und/oder eine Erdhöhle (mit oder ohne Kokon) bilden und damit ihre Entwicklung bis zum Präpuppenstadium fortsetzen. In der Regel schlüpft erst dann die Parasitoidenlarve und frißt den Wirt von außen auf (Kasparyan 1973).

K. triangulatorius und *M. marginellus* attackieren phänologisch zeitgleich die Altlarven von *A. braccatus*. Eine vergleichende Analyse der speziellen Parasitierungsmodi beider Tryphoninenarten sollte Hinweise auf deren Einnischung am Wirt sowie auf deren Parasitierungseffizienz geben.

Material und Methoden

Im Projensdorfer Gehölz, einem Buchenmischwald in Kiel, trat Anfang der 80er Jahre *A. braccatus* an drei freistehenden alten Eichen in Massen auf. Diese drei Bäume standen am Rande eines kleinen Fabrikgeländes. Den Untergrund bildete zu 70 % ein kurz gemähter Sportrasen und zu 30 % eine Werkstraße. Nächst benachbarte Eichen im Wald zeigten, obwohl nur 20 m entfernt, keinen nennenswerten Befall. Während der Retrogradationsphase der Blattwespe im Jahr 1983 konnten die ♀ von *K. triangulatorius* und *M. marginellus* bei der Eiablage beobachtet werden. Für die Parasitierungsanalysen wurden deshalb Ende Mai/Anfang Juni im 2-Tage-Rhythmus Blattwespenlarven eingesammelt und auf Parasitoidenbefall untersucht. Außerdem wurden ♀ beider Parasitoidenarten gekäschert und im Labor auf Wirtslarven zur Parasitierung angesetzt.

Ergebnisse

Im Freiland fliegen die ♀ von *M. marginellus* meist in Bodennähe und halten Ausschau nach abwandernden Altlarven von *A. braccatus*. Treffen sie während ihrer Suchflüge auf ein anderes Parasitoiden-♀, so wird dieses angegriffen und vertrieben. Dieses Verhalten hat intraspezifisch eine mehr oder minder gleichmäßige Aufteilung des Luftraumes in Bodennähe zur Folge. Gerät ein *K. triangulatorius*-♀ in den Bereich von *M. marginellus*, so wird es ebenfalls attackiert. Solchermaßen verdrängt — *K. triangulatorius* zeigt kein agressives Begegnungsverhalten —, beschränkt sich ihr Aktionsraum überwiegend auf den Baumbereich. Erfolgt hier eine Eiablage, so lassen sich die betroffenen Wirtslarven in der Regel auf den Boden fallen. Die Hauptaktivität von *K. triangulatorius* liegt in den frühen Morgenstunden, während *M. marginellus* gegen Mittag verstärkt auftritt. Von jeweils 50 am 4. 6. 1983 gekäscherten Parasitoiden-♀ beider Arten entfielen auf *K. triangulatorius* am Morgen (6.00—8.00 Uhr) 43 und am Mittag (11.00—13.00 Uhr) nur noch 13 Individuen. Damit zeigen *K. triangulatorius* und *M. marginellus* bei der Parasitierung der Altlarven von *A. braccatus* in Raum und Tageszeit getrennte Aktivitätsmuster.

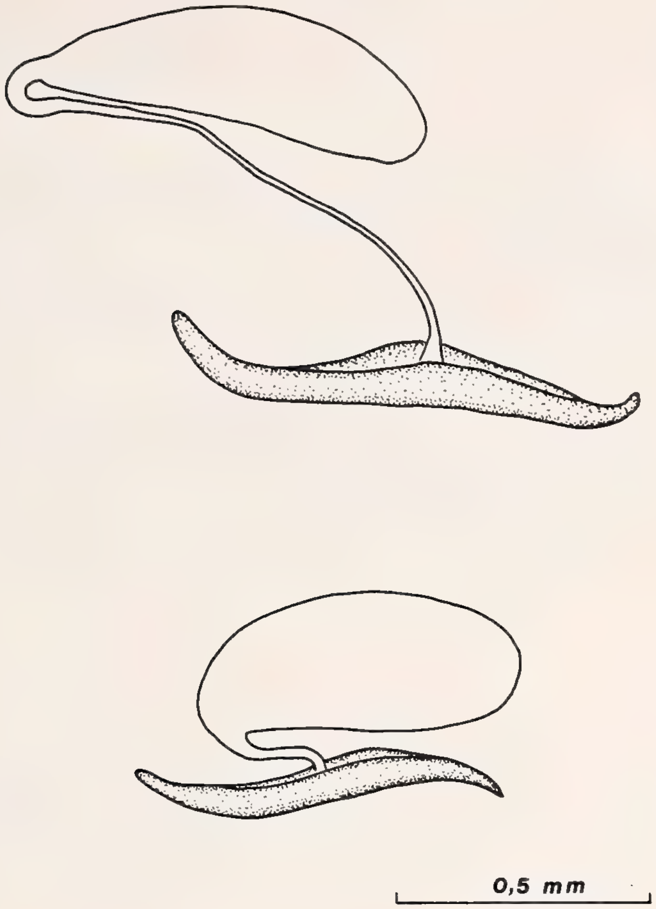


Abb. 1: Eier von *Kristotomus triangulatorius* (oben) und *Monoblastus marginellus* (unten).

Die Eier von *K. triangulatorius* und *M. marginellus* gehören zum unipedicellaten Typ (Abb. 1). Erstere sind langoval und tragen einen langen Stiel mit einem beidseitig konvex auslaufenden Anker. Die Eier von *M. marginellus* sind mit einem kurzen Eistiel und einem schwach S-förmig gebogenen Anker kompakter gebaut. Sie werden bei der Eiablage im Freiland fast ausnahmslos im lateralen Bereich der drei Thorakalsegmente und des ersten Abdominalsegments der Wirtslarve plaziert (Abb. 2). Das gilt auch für superparasitierte, d. h. mehrfach mit einem Ei belegte Wirte. Demgegenüber befestigen die ♀ von *K. triangulatorius* ihre langgestielten Eier unter natürlichen Bedingungen meist lateral in der tiefen Nackenfalte; nur in 7 von 100 Fällen (bzw. 16 von 56 bei den im Freiland seltenen Superparasitierungen, s. u.) erfolgte die Eiablage im dorsalen Thorakal- und vorderen Abdominalbereich des Wirtes (Abb. 2).

Bei der Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern (ohne Eichenblätter und -zweige, ohne Gras, Erde etc.) konnte für *M. marginellus* kein Unterschied zu der im Freiland vorgefundenen Verteilung der Eier am Wirt festgestellt werden. Demgegenüber waren die Eier von *K. triangulatorius* an den im Labor häufig superparasitierten Wirtslarven bimodal verteilt (Abb. 3). Die größte Eizahl wurde zwar auch hier in der Nackenfalte angetroffen, doch stieg der Anteil der im übrigen dorsalen Wirts-

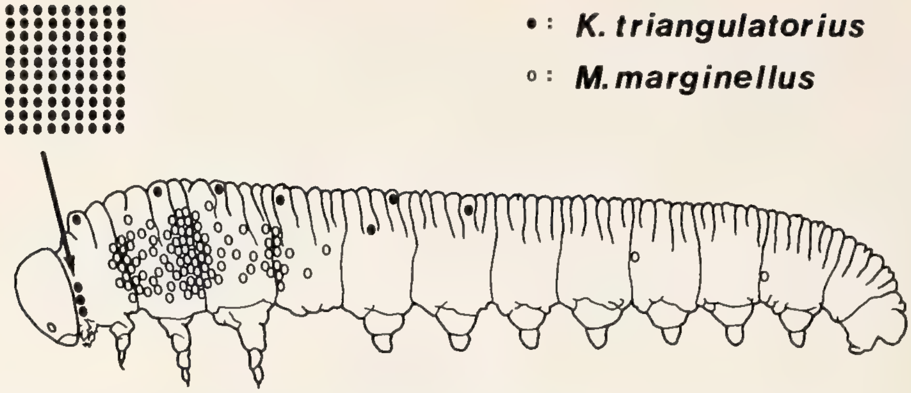


Abb. 2: Plazierung der Eier von *Kristotomus triangulatorius* (n = 100) und *Monoblastus marginellus* (n = 100) bei solitärer Parasitierung der Altlarven von *Apethymus braccatus*; Eiablage im Freiland unter natürlichen Bedingungen.

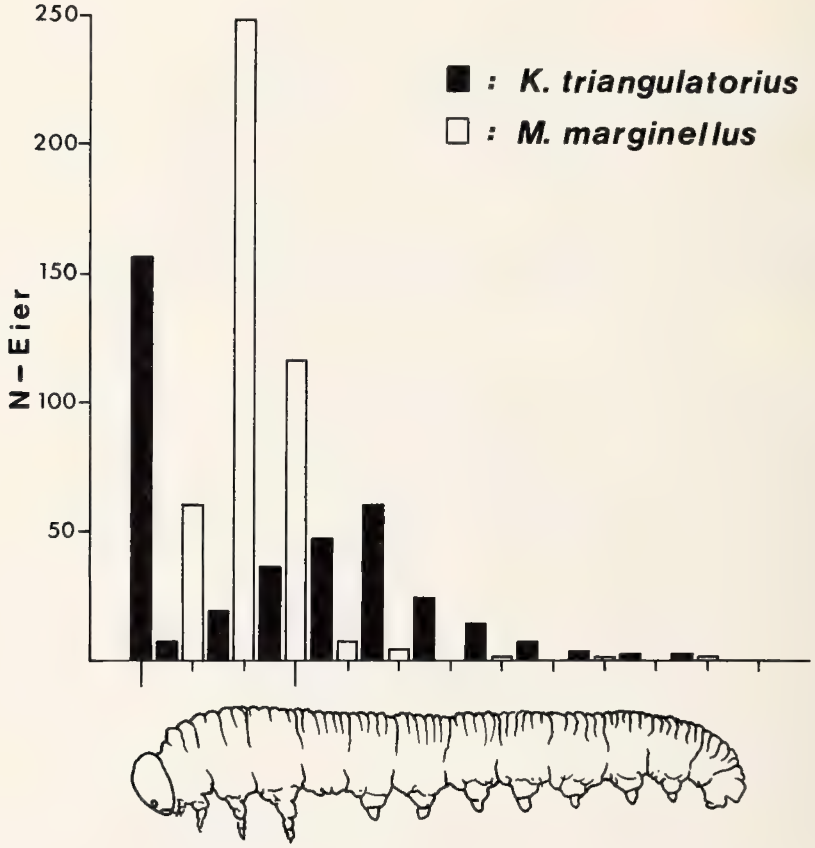


Abb. 3: Plazierung der Eier von *Kristotomus triangulatorius* (n = 377) und *Monoblastus marginellus* (n = 438) bei solitär und superparasitierten Altlarven von *Apethymus braccatus*; Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern.

körperbereich plazierten Eier mit einem Maximum im vorderen Abdomendrittel erheblich an. Was aber ist die Ursache dieser Verschiebung im Eiablagemuster? Eine Hypothese wäre folgende: Trifft ein *K. triangulatorius*-♀ auf eine unparasitierte Altlarve des Wirtes, so wird ein Ei in der Nackenfalte plaziert. Ist hier bereits ein Ei vorhanden, so wird ein weiteres im übrigen Wirtskörperbereich befestigt. Im Idealfall würde das ♀ eine vorangegangene Belegung stets erkennen können und darauf, wie geschildert, reagieren. Die theoretisch zu erwartenden Trefferquoten der Nackenfalte würden dann bei solitärer Parasitierung 100 %, bei einfacher Superparasitierung 50 %, bei zweifacher Superparasitierung 33 %, bei dreifacher 25 % usw. betragen. Wie der Vergleich der im Labor gemessenen mit den idealen Werten in Abb. 4 zeigt, tritt zwar mit steigender Superparasitierung eine im statistischen Mittel reduzierte Nackenfaltenbelegung auf, jedoch nicht in dem postulierten Ausmaß. Die relativ hohe Streuung beruht auf der individuellen Variabilität im Eiablageverhalten. So wurden z. B. bis zu 10 Eier von einem ♀ in der Nackenfalte einer Wirtslarve plaziert, ohne auch nur eines am sonstigen Körper abzulegen, während andere ♀ in diesem Bereich bis zu 5 Eier/Wirt befestigten, ohne die Nackenfalte zu berücksichtigen.

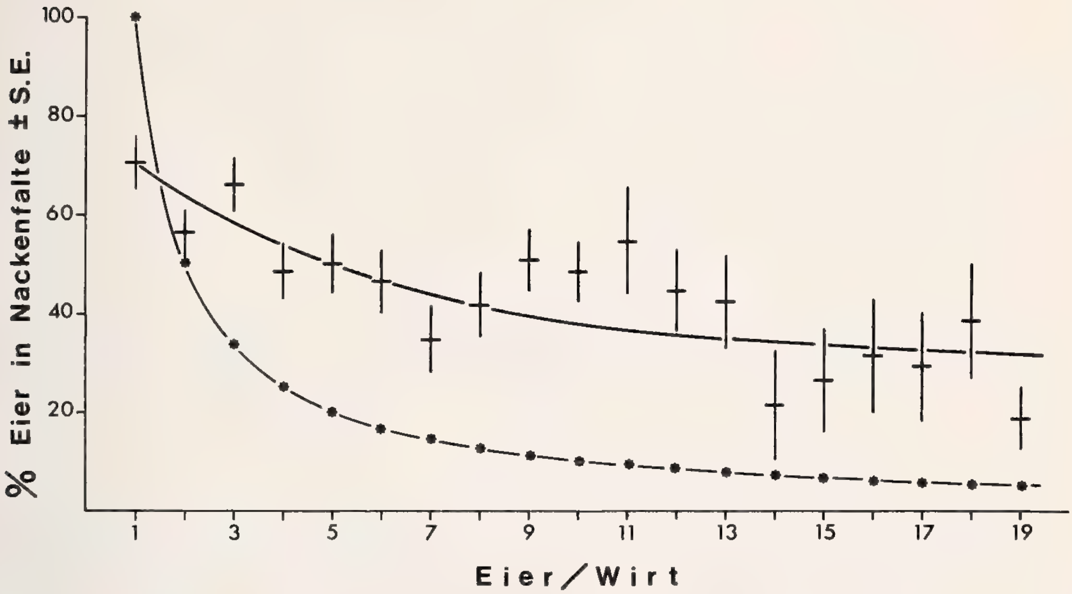


Abb. 4: Anteil der von *Kristotomus triangulatorius* in der Nackenfalte des Wirts plazierten Eier bei Solitär- und Superparasitierung; Eiablage im Labor in unbestückten Plastikbehältern (*: theoretisch zu erwartende Werte bei ausschließlich primärer Belegung der Nackenfalte mit einem Ei, Erklärung im Text).

Mit ihrem Verteilungsmuster am Wirt liegen die Eier beider Tryphoninenarten weitestgehend außerhalb der Reichweite der Mandibeln der Wirtslarve, so daß das Risiko eines Eiverlustes durch Abbiß (Allen 1925) minimiert wird. Ein solches Verhalten der Wirtslarve konnte in keinem Fall beobachtet werden.

Obwohl beide Parasitoidenarten bei der Eiablage das letzte Larvenstadium des Wirtes (L7), die sogenannte Einspinnlarve, deutlich bevorzugen — wie andere Tryphoninenarten auch (vgl. Zinnert 1969, Kasparyan 1973, Pschorn-Walcher 1987) —, konnten im Labor 58 Eiablagen von *M. marginellus* und 182 von *K. triangulatorius* (davon 96 in der Nackenfalte) am vorletzten, noch fressenden Larvenstadium des Wirtes (L6) registriert werden. Im Verlauf der Häutung zur L7 wurden 28 Eier von *M. marginellus* und insgesamt 86 von *K. triangulatorius* (davon 48 aus der Nackenfalte) abgestreift. Damit ist bei beiden Arten, unabhängig von der jeweiligen Plazierung der Eier am Wirt, während der Häutung der Wirtslarve mit Eiverlusten von ca. 50 % zu rechnen, einem Wert, den auch Zinnert (1969) bei anderen Tryphoninen mit einem ursprünglichen Ankerapparat feststellen konnte.

Wie erwähnt, scheuen die ♀ der zwei Tryphoninenarten vor Superparasitierung nicht zurück. Im Labor erfolgte die Parasitierung der Wirtslarven zufällig; ein Unterschied zur Poisson-Verteilung bestand nicht. Im Freiland hingegen wurden andere Verteilungstypen angetroffen. Abb. 5 zeigt, daß sowohl *K. triangulatorius* als auch *M. marginellus* letztendlich um 40 % der Wirte effektiv parasitieren konnten. Jedoch lagen die Anstichraten von *M. marginellus* mit zuletzt über 70 % erheblich höher als die bei *K. triangulatorius* gemessenen Werte von unter 50 %. Die Dispersionskoeffizienten (= Varianz : Mittelwert) liegen deutlich über 1, und die aus dem Vergleich mit einer Poisson-Verteilung ermittelten chi²-Werte von 12.65 (am 2. 6. 83), 56.12 (am 4. 6.) und 65.51 (am 6. 6.) beweisen für *M. marginellus* in allen drei Proben eine von der Zufallsverteilung hoch signifikant abweichende, d. h. geklumpte Verteilung der Eier ($p < 0.001$). Da die ♀ von *M. marginellus* vorzugsweise am Boden agieren, ist die geklumpte Verteilung (als Extrem wurden an einer am 4. 6. 83 gesammelten Wirtslarve 12 Eier gefunden) möglicherweise standortbedingt. Es wäre z. B. denkbar, daß die vom Baum auf den Asphalt der Werkstraße gefallenen Wirtslarven eher gefunden und damit häufiger angestochen werden, als die im Rasen des Untersuchungsgebietes versteckten „besser getarnten" Tiere.

Demgegenüber deuten die unter 1 liegenden Dispersionskoeffizienten bei *K. triangulatorius* auf eine im Laufe der Zeit zunehmende Regelmäßigkeit der Verteilung der Parasitoideneier auf die Wirtslarven hin. Am 2. 6. 83 waren die Eier mit einem chi² von 0.66 noch zufällig verteilt, doch stieg der Wert in der Probe vom 4. 6. auf 7.63 und mit der Aufsammlung am 6. 6. auf 9.62, so daß die nunmehr gemessene Verteilung signifikant von einer zufälligen verschieden, also regelmäßig ist ($p < 0.01$). Die Ursache dürfte primär in dem agressiven Begegnungsverhalten der ♀ von *M. marginellus* zu suchen sein, die offenbar mit vermehrtem Auftreten die ♀ von *K. triangulatorius* zunehmend in den Baumbereich verdrängen. Wird hier eine Wirtslarve mit einem Ei belegt, so läßt sie sich auf den Boden fallen und entgeht damit einer möglichen Doppelbelegung durch *K. triangulatorius.*

Die Zahl der vorgefundenen Multiparasitierungen (= Mehrfachbelegung einer Wirtslarve unter Beteiligung beider Tryphoninenarten), die zufällig erfolgen (Abb. 5), geht hauptsächlich auf das Konto der am Boden operierenden (folglich später angreifenden) ♀ von *M. marginellus.* An dieser Stelle sei erwähnt, daß in den Sektionen auch noch ein solitärer Endoparasitoid aus der Familie der Ichneumonidae festgestellt werden konnte. Die angetroffenen Junglarven erinnern an einen Vertreter der Gattung *Perilissus* Hlgr. (Pschorn-Walcher, mündl. Mitt.), und die nierenförmigen schwarzen Eier (0.64x0.22 mm) gleichen dem von Zinnert beschriebenen Ei von *P. limitarsis* Gravenhorst. Leider kollabierten die Laboranzuchten, so daß weder Wirts- noch Parasitoidenimagines gezogen werden konnten und eine wirklich sichere Be-

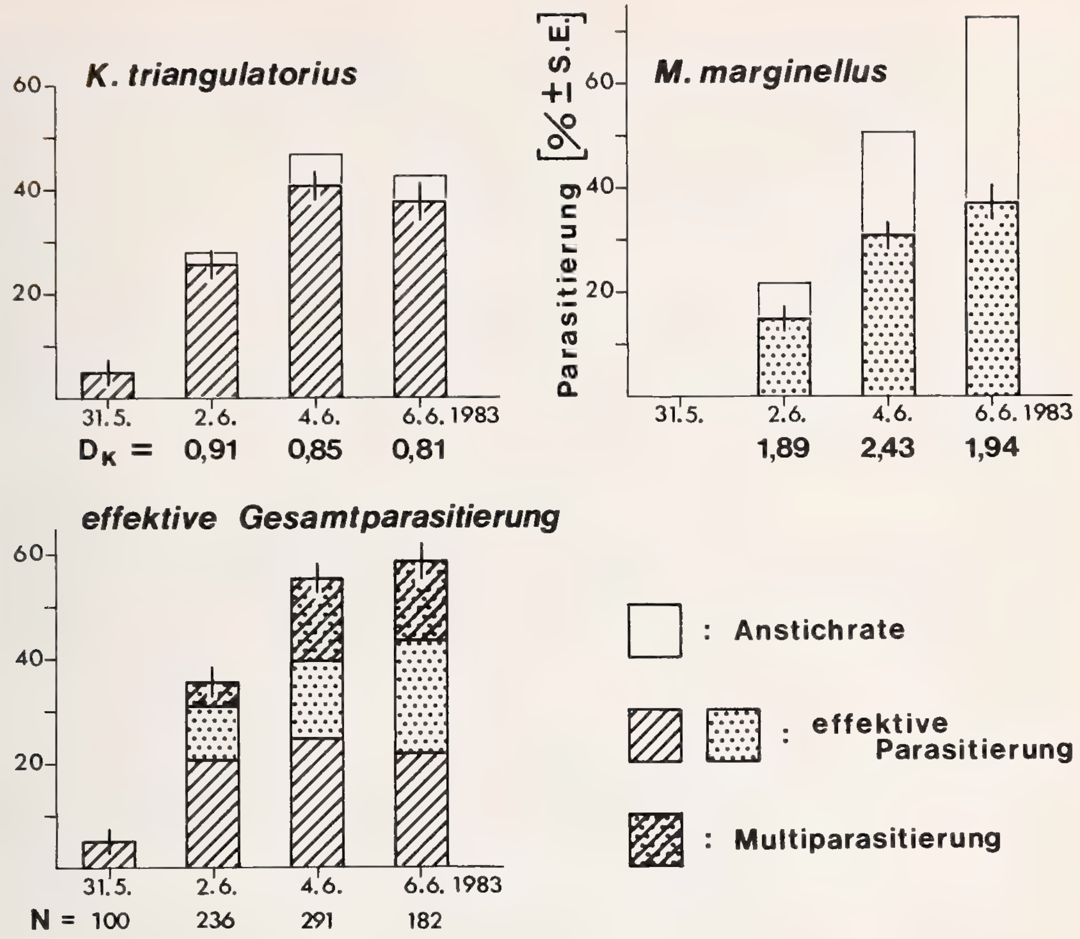


Abb. 5: Verlauf der Parasitierung von *Apethymus braccatus* durch *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* während der Retrogradationsphase des Wirtes (Kiel 1983; D_k = Dispersionskoeffizient; N = Zahl sezierter Wirtslarven).

stimmung des Endoparasitoiden nicht möglich war. Die Parasitierungsrate dieser Art lag mit effektiv 83 % ±4 weit höher als die der untersuchten Tryphoninenarten. Mit einer Anstichrate von 194 % lag die Zahl der Superparasitierungen im Bereich einer Zufallsverteilung, ebenso wie die durch *K. triangulatorius* und *M. marginellus* verursachten Multiparasitierungen. Sollte eine der drei im Parasitoidenkomplex von *A. braccatus* angetroffenen Arten für den Zusammenbruch der Wirtspopulation im Jahr 1984 mitverantwortlich zeichnen, so käme nur der bislang noch nicht einwandfrei determinierte Endoparasitoid in Frage.

Diskussion

Innerhalb der larvalparasitoiden Hymenoptera nehmen die Tryphoninae biologisch eine Sonderstellung ein. Andere Ektoparasitoide lähmen im Normalfall ihren Wirt bei der Eiablage. Die aus dem Ei schlüpfende L1 beginnt zumeist unverzüglich mit der Nahrungsaufnahme. Aufgrund dieser „hit and run strategy" kann sich der Wirt nicht weiterentwickeln. Das bedeutet für den Ektoparasitoiden, daß er nur die zum Zeitpunkt des Anstichs vorgefundene Biomasse verwerten kann. Superparasitierung kann unter Umständen vermieden werden durch Nichtannahme (a) bereits parasitierter Wirtslarven oder (b) von aufgrund der Fraßtätigkeit parasitoider Mitkonkurrenten zu klein gewordenen Wirtslarven. Endoparasitoide hingegen belegen oft schon junge Wirtslarven, meist ohne dieselben zu lähmen. Die L1 können zwar unverzüglich schlüpfen und auch ein wenig Nahrung aufnehmen, doch wird der Wirt in vielen Fällen erst als Altlarve oder gar als Puppe getötet. Diese „hit and wait strategy" führt zu einer Maximierung der vorhandenen Biomasse und oft auch zu einer Synchronisation mit der Entwicklung der Wirtsart. Etliche Endoparasitoide besitzen ein Diskriminierungsvermögen (oft erst nach einer kurzen Lernphase), d. h. sie können zwischen bereits parasitierten und unparasitierten Wirten unterscheiden und damit Superparasitierung vermeiden (van Lenteren, Bakker & van Aphen 1978; van Lenteren 1981).

Mit der Evolution ankertragender Eier konnten die Tryphoninen gewisse Merkmale der Endoparasitoiden erwerben. Das sonst für Ektoparasitoide typische Lähmungsvermögen ist bei den meisten Arten verloren gegangen (Kasparyan 1973), so daß die Wirtslarven (wie bei den Endoparasitoiden) auch nach erfolgter Parasitierung noch aktiv sind. Das gilt auch für *M. marginellus* und *K. triangulatorius*, die jedoch (im Gegensatz zu Endoparasitoiden) die Altlarven ihrer Wirte bevorzugt attakieren. Damit reduzieren beide Arten das bei 50 % liegende Risiko eines Eiverlustes durch Häutung der Wirtslarve. Pschorn-Walcher (1987) zeigte in einer vergleichenden Studie zum Eibau und Eiablageverhalten der Gattung *Exenterus*, daß auch Arten mit hoch spezialisierten Ankerapparaten, die praktisch keine Häutungsverluste erleiden, die Altlarven ihrer Wirte bevorzugen und mit diesen besser synchronisiert sind als andere *Exenterus*-Arten mit ursprünglicheren, weniger gut adaptierten Ankerformen. Offenbar hat für die Tryphoninen kein Evolutionsdruck bzw. Selektionsvorteil in einer — für endoparasitoide Insekten oft charakteristischen — Vorverlegung des zu attackierenden Wirtsstadiums bestanden. Die eingangs erwähnte Parallele mit der Entwicklung vieler Endoparasitoiden (hit and wait) ist damit eher zufälliger Natur.

Ein weiterer Unterschied zu vielen Endoparasitoiden besteht in dem Unvermögen, Superparasitierungen aktiv zu vermeiden. Dennoch können im Freiland, wie das Beispiel der überwiegend im Baumbereich aktiven *K. triangulatorius* zeigt, regelmäßige Verteilungen der Eier am Wirt angetroffen werden. Doch beruht das auf äußeren Faktoren wie z. B. dem Umstand, daß sich die jeweils betroffenen Wirtslarven zu Boden fallen lassen und damit einer möglichen Superparasitierung entziehen. Der auf den ersten Blick entstehende Eindruck, daß paradoxerweise die ♀ von *M. marginellus* durch ihr agressives Begegnungsverhalten ihren interspezifischen Mitkonkurrenten auf den Baum verdrängen und ihm damit einen enormen Vorteil verschaffen, trügt; gilt es doch zu bedenken, daß der Aktionsbereich Boden mit seiner flächigen Struktur die Wirtsfindung erleichtert. Außerdem befinden sich am Boden in der Regel nur erwachsene, für eine Parasitierung bestens geeignete Wirtslarven.

Danksagung

Ich danke Herrn R. Hinz (Einbeck) für die Bestimmung der zwei Tryphoninenarten und Herrn Prof. Dr. H. Pschorn-Walcher (Kiel) für die Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Die ektoparasitoiden Schlupfwespen *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Ichnomonidae) verankern ihre Eier (Abb. 1) in der Haut der Altlarven der an Eiche lebenden Blattwespe *Apethymus braccatus* (Tenthredinidae). Dabei plaziert *M. marginellus* die Eier lateral am Thorax der Wirtslarve und *K. triangulatorius* überwiegend in der Nackenfalte (Abb. 2). Bei der Eiablage im Labor zeigt letztere Art durch vermehrte Anstiche im dorsalen Wirtskörperbereich ein bimodales Verteilungsmuster der Eier (Abb. 3), das mit dem Auftreten von Superparasitierung allein nicht erklärt werden kann (Abb. 4) und das die individuelle Variabilität im Eiablageverhalten unterstreicht. Mit ihrem Verteilungsmuster am Wirt liegen die Eier beider Tryphoninenarten außerhalb der Reichweite der Mandibeln der Wirtslarve und sind damit vor Abbiß geschützt. Das für beide Arten bei 50 % liegende Risiko eines Eiverlustes im Verlauf der Häutung der Wirtslarve wird durch bevorzugtes Attackieren des letzten Larvenstadiums von *A. braccatus* minimiert. *K. triangulatorius* und *M. marginellus* können aktiv weder Super- noch Multiparasitierung vermeiden; die Parasitierung der Wirtslarven erfolgt zufällig. Die ♀ von *M. marginellus* agieren vorzugsweise am Boden und zeigen ein agressives Begegnungsverhalten, daß intraspezifisch eine mehr oder minder gleichmäßige Aufteilung des bodennahen Luftraumes zur Folge hat, interspezifisch jedoch die ♀ von *K. triangulatorius* in den Baumbereich verdrängt. Hier parasitierte Wirtslarven lassen sich in der Regel zu Boden fallen und entgehen damit einer möglichen Superparasitierung, so daß die Eier von *K. triangulatorius* regelmäßig verteilt sind (Abb. 5). Zufällige Multiparasitierungen erfolgen hauptsächlich durch *M. marginellus* und senken die Gesamteffizienz der zwei Tryphoninenarten (Abb. 5).

Literatur

Allen, H. W. (1925): Biology of the red-tailed Tachina fly (*Winthemia quadripustulata* (F.)). — Tech. Bull. Miss. Agric. Exp. Station, 12.

Escherich, K. (1942). Die Forstinsekten Mitteleuropas: Bd. 5. — Parey, Berlin und Hamburg.

Gregor, F. & V. Martinek (1954): Pilatky *Apethymus braccatus* (Gmelin) A *A. abdominalis* (Lepeletier) Jako Skudci Dubu. — Zool. Ent. Listy 3: 191—201.

Kasparyan, D. R. (1973): Ichneumonidae, Subfamilie Tryphoninae; Tribus Tryphonini. — Fauna USSR, Hymenoptera 3, 320 pp. (English Translation by Oxonian Press, New Dehli, 1981).

Kerrich, G. J. (1952): A review, and a revision in greater part, of the Cteniscini of the old world (Hymenoptera: Ichneumonidae). — Bull. Brit. Mus., Nat. Hist., Ent. 2: 305—460.

Lenteren, J. C. van (1981): Host discrimination by parasitoids. In: Nordlund, D. A., R. L. Jones & J. Lewis: Semiochemicals, their role in pest control. — Wiley & Sons, New York.

—, K. Bakker & J. J. M. van Alphen (1978): How to analyse host discrimination. — Ecological Entomology 3: 71—75.

Pschorn-Walcher, (1982): Unterordnung Symphyta, Pflanzenwespen. In: Schwenke, W.: Die Forstschädlinge Europas, IV, Hautflügler und Zweiflügler. — Parey, Hamburg & Berlin, 4—234.

— (1987): Ankerstrukturen der Eier und Eiablageverhalten bei Schlupfwespen der Gattung *Exenterus* (Hym.: Ichneumonidae) als spezifische Parasiten der Buschhorn-Blattwespen (Hym.: Diprionidae). — Bonn. zool. Beitr. 38: 73—86.

Zinnert, K.-D. (1969): Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Biologie der Larvenparasiten (Hymenoptera: Ichneumonidae und Braconidae) mitteleuropäischer Blattwespen aus der Subfamilie Nematinae (Hymenoptera: Tenthredinidae). — Z. ang. Ent. 64: 180—217; 277—306.

Dr. Karl-Heinz Lampe, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 341—359	Bonn, November 1987

Die Spanner der Gattungen *Spilopera* und *Pareclipsis* in Ostasien, mit Beschreibung einer neuen Art (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae)

Dieter Stüning

Abstract. A redescription of the geometrid genera *Spilopera* and *Pareclipsis* is given and distinguishing characters, mainly based on male and female genitalia, are shown. *Spilopera*, formerly containing 6 or more species, must be restricted to the type-species, *S. debilis* (Butler) and a new species from China, *S. chui* sp. n., described herein. Into *Pareclipsis* (type-species *E. gracilis* Butler) two more species have been placed: *P. serrulata* (Wehrli), comb. nov. and *P. umbrata* (Warren), comb. nov. Pictures of all species as well as drawings of important morphological details are provided.

Key words. Lepidoptera, Geometridae, Ennominae, *Spilopera*, *Pareclipsis*, taxonomy, redescription, genitalia, *Spilopera chui* sp. n., E-Asia.

Einleitung

Die Gattung *Spilopera* wurde 1893 von W. Warren beschrieben. Wie die meisten Autoren jener Zeit beschränkt er sich in seiner Diagnose auf leicht erkennbare äußere Merkmale wie Flügel- und Fühlerform, Länge der Palpen, eventuelle Besonderheiten der Extremitäten. Die kurze Beschreibung lautet: „Fore wings ample, costa gradually curved from base to apex; apex bluntly rounded; hind margin with slight elbow above middle at end of 3rd submedian, vertically straight above, obliquely below. Hind wings with rounded hind margins, with a scarcely perceptible projection at end of 3rd median. Palpi porrect, upcurved, reaching well in front of face; tongue present; antennae laminated, thickened in ♂; hind tibiae of ♂ not thickened, with two pairs of strong spurs." Als Typusart benennt er ohne weiteren Kommentar die Art *Heterolocha debilis* Butler, 1878, und beschreibt unmittelbar daran anschließend eine neue Art, *Spilopera umbrata* aus Indien (Margarita, Upper Assam). Genau ein Jahr später, im April 1894, erfolgt die Beschreibung der Gattung *Pareclipsis*, zusammen mit mehr als 160(!) weiteren Geometriden-Gattungen. Als Typusart designiert er *Endropia gracilis* Butler, 1879, ebenso aus Japan beschrieben wie die Typusart von *Spilopera*. Offenbar übersieht er dabei die große Ähnlichkeit dieser Art mit der von ihm selbst ein Jahr früher beschriebenen *Spilopera umbrata* (was bei der riesigen Zahl seiner Neubeschreibungen verständlich erscheint). In der Folgezeit geschieht nun — wie in der Literatur zu verfolgen ist — nicht das, was zu erwarten wäre (daß nämlich *umbrata* Warr. zu *Pareclipsis* gestellt würde), sondern das Gegenteil: *Pareclipsis* wird als jüngeres Synonym zu *Spilopera* gestellt und die Typusart *gracilis* in diese Gattung eingereiht. Hampson (1895: 190) synonymisiert sogar noch diese beiden Arten, wobei *gracilis* Butler, 1889 die Priorität erhält. — Diese taxonomische Fehleinschätzung wurde in der europäischen Literatur über ein halbes Jahrhundert lang akzeptiert, selbst Prout (1915) und auch noch Wehrli (1940) führen sowohl *debilis* als auch *graci-*

lis in der Gattung *Spilopera* auf, Wehrli nimmt allerdings *umbrata* wieder aus der Synonymie heraus. Auch in den erst 1954 erschienenen Nachträgen und Ergänzungen zum Seitz'schen Spannerband (Supplementband 4) nimmt Wehrli bezüglich der Gattung *Spilopera* keine Veränderungen vor, während in Japan Inoue immerhin schon 1950 die Gattung *Pareclipsis* (als „Paraclipsis") wieder einführt. Später trennt er beide Gattungen im System sogar weit voneinander, ohne näher auf Gründe hierfür einzugehen (Inoue 1956, 1977, 1982).

Die folgende Arbeit soll anhand von bisher unpublizierten morphologischen Befunden, vor allem auf der Grundlage der Genitalarmaturen, die Berechtigung für die Trennung der beiden Genera und ihre jetzige systematische Stellung untermauern. Außerdem soll geklärt werden, welche bisher zu *Spilopera* gerechneten Arten in dieser Gattung verbleiben können, welche zu *Pareclipsis* gestellt und welche eventuell anderen Gattungen zugeordnet werden müssen. Außerdem wird eine neue Art der Gattung *Spilopera* beschrieben, die vom Verfasser im Zuge der Neuaufstellung der Wehrli- und der Höne-Sammlung des ZFMK unter dem umfangreichen undeterminierten Geometriden-Material aus China aufgefunden wurde.

Material und Methoden

Für die vorliegende Untersuchung wurde im wesentlichen das Geometriden-Material der Wehrli- und der Höne-Sammlung verwendet, die von allen in Frage stehenden Arten genügend Individuen beider Geschlechter (mit einer Ausnahme) enthalten. Eine Typenuntersuchung war für die Fragestellung nicht notwendig, da über die Identität der behandelten Arten keinerlei Zweifel besteht. Es wurden von allen Arten Genitalpräparate angefertigt und zusätzlich weitere taxonomisch wichtige Strukturen untersucht (Flügelgeäder, Struktur der Antennen, Palpen und Extremitäten, Integument des Abdomens). Die Befunde wurden fotografisch bzw. zeichnerisch dargestellt.

Diagnosen der Gattungen *Spilopera* und *Pareclipsis* und ihrer Arten

Spilopera Warren

Spilopera Warren 1893: 402; Hampson 1895: 190; Prout 1915: 345; Wehrli 1940: 379; Inoue 1956: 360; 1977: 318; 1982: 310.

Kleine bis mittelgroße Falter mit einer Vorderflügellänge von 16—21 mm (gemessen wurde die Strecke von der Wurzel bis zum Apex), was einer Spannweite von ca. 30—40 mm entspricht. Körper schlank, Fühler ungefiedert, mit etwa 60—70 fein, gleichmäßig und sehr kurz bewimperten Gliedern. Diese sind ventral kielartig verlängert, wodurch der Fühler seitlich abgeflacht erscheint, und stoßen ohne Zwischenraum aneinander. Stirn fein, glatt anliegend beschuppt. Palpen schlank, vorgestreckt, die Stirn deutlich überragend; das Mittelglied leicht aufwärts, das länglich-ovale bzw. kurzzylindrische Endglied leicht abwärts geneigt. Rüssel gut entwickelt. Vorderbeine mit kurzer, gedrungener Epiphyse, die beim ♂ nur etwa halbe Tibienlänge erreicht, beim ♀ noch kürzer ist. Tibien der Hinterbeine nicht verdickt und ohne Haarpinsel. Vorderflügel mit m. o. w. spitzem Apex und auf der Ader m_3 vorspringendem Außenrand, der Zwischenraum gerade oder leicht bis deutlich konkav. Ader r_1 von der Zelle entspringend, frei oder mit sc anastomosierend; r_2 mit r_3-r_5 gestielt, beide Aderbasen weit von der oberen Zellecke entfernt. Fovea fehlt. Hinterflügel-Außenrand auf Ader m_3 kaum wahrnehmbar vorspringend.

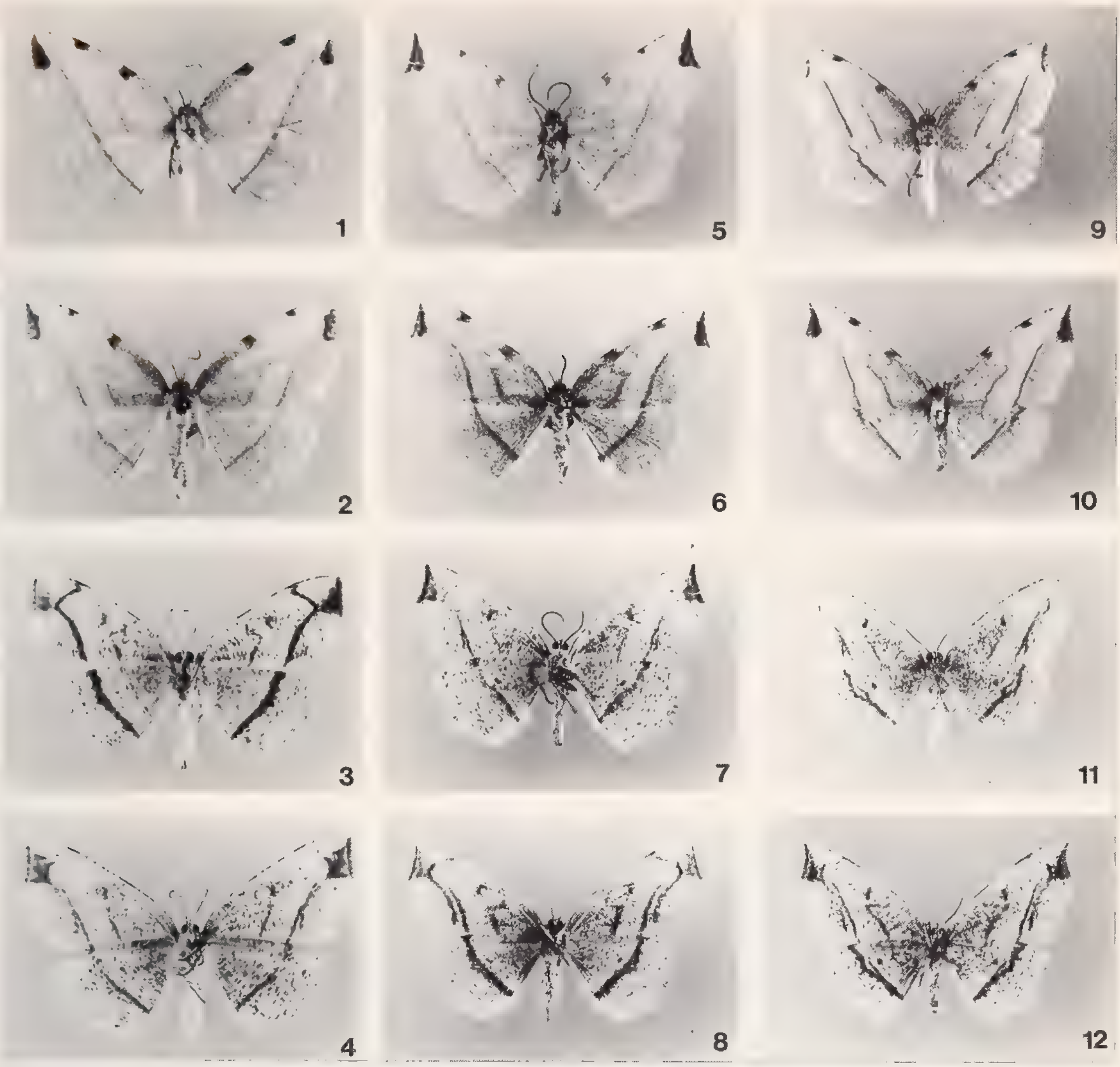


Abb. 1—8: *Spilopera debilis* (Butler). — 1: ♂, (Japan) ohne weitere Daten; — 2: ♀, Japan, Yokohama, 1891; — 3: ♂ (Unterseite von 1); — 4: ♀ (Unterseite von 2); — 5: ♀, Mittel-Korea, Biroho im Kongosan (1638 m), 28. 7. 1940, H. Höne; — 6: ♀, Japan, Hokkaido, Daisetsuzan, 7. 8. 1953; — 7: ♀ (Unterseite von 5); 8: ♀ (Unterseite von 6); — Abb. 9—12: *Spilopera chui* sp. n. — 9: ♂, Holotypus, Tapaishan im Tsinling, Sued-Shensi (China), L (= 1700 m), 30. 6. 1935; — 10: ♀, Paratypus, dto., F (= 3000 m), 3. 7. 1935; — 11: ♂ (Unterseite von 9); — 12: ♀ (Unterseite von 10).

Genitalstruktur beim Männchen
Charakterisiert durch das Vorhandensein von Coremata, lang-ovale, schwach chitinisierte, dicht mit weichen Borsten besetzte Valven, durch den langen und dünnen, apikal zugespitzten, im Querschnitt runden („wurmförmigen") Uncus, der ventrad gebogen ist, durch den Besitz langer Furca-Arme und einer gut entwickelten Transtilla. Diese Merkmale treten im Tribus Ennomini bei vielen Arten auf. Charakteristisch für die Gattung *Spilopera* ist das besonders im mittleren Bereich stark verdickte Vinculum, die als Hohlform ausgebildete Juxta mit zweizipfeligem, stark chitinisierten Ventralteil und schwächer entwickelter Dorsalplatte, von der seitlich über

eine gelenkartige Verbindung die Furca-Arme entspringen; außerdem die kleine bis mäßig große, unbewehrte Endplatte des Gnathos. Der Aedoeagus ist einfach gebaut, ohne Cornuti, mit zwei chitinösen Verstärkungsleisten im apikalen Abschnitt, die in der Aedoeagusspitze zusammenlaufen (nur von dorsal oder ventral sichtbar).

Genitalstruktur beim Weibchen

Mit völlig unchitinisierter Bursa, ohne bzw. mit sehr kleinem Signum. Sterigma aus zwei hintereinander liegenden, in den einzelnen Teilen unterschiedlich stark sklerotisierten Platten bestehend. Antrum als chitinöse Manschette ausgeprägt. Ovipositor kurz, mit Chitinleiste zwischen den Papillae anales.

Typusart

Heterolocha debilis Butler, 1878.

Enthaltene Arten

S. debilis, S. chui sp. n.

Verbreitung

Taiwan, Japan, Korea, Ussuri, Sachalin, Zentral-China. *S. debilis* dürfte auch im Nordosten Chinas (Mandschurei) vorkommen, da Belege aus den unmittelbar angrenzenden Regionen vorliegen.

Spilopera debilis (Butler)

(Abb. 1—8, 13, 21, 43, 48)

Heterolocha debilis Butler 1878: 47, pl. 35: 9;
Spilopera debilis: Warren 1893: 402; Hampson 1895: 190; Matsumura 1905: 152; 1925: 177; Prout 1915: 345; Wehrli 1940: 379; Inoue 1950: 678; 1956: 360; 1957: 289; 1977: 318; 1982: 571, pl. 107: 49, 50.
Spilopera chosenibia Bryk 1949: 198.

Bedingt durch das lokale Auftreten zweier Generationen, die sich hinsichtlich der Größe deutlich unterscheiden, schwankt die Vorderflügellänge zwischen 15 und 21 mm. Die größeren Exemplare treten im April und Mai auf (Frühjahrsgeneration), die kleinere Sommergeneration fliegt im August. Grundfarbe der Flügel gelblich bis weißlich-gelb, m. o. w. stark grau überstäubt. Zeichnung der Vorderflügel bestehend aus zwei Querlinien, die in dunkelbraune Costalflecken münden. Antemediane in der Zelle symmetrisch, M-förmig gewinkelt, Postmediane in der Nähe des Apex halbkreisförmig zur Costa gebogen. Apex leicht zugespitzt, Flügelsaum darunter leicht bis deutlich konkav, Randschuppen in diesem Bereich dunkelbraun gefärbt. Apikalfleck m. o. w. dreieckig, oft massiv dunkelbraun, aber auch oft in der Mitte orangefarben aufgehellt. Unterseite heller, mit klareren Zeichnungen, nicht grau übergossen, sondern dicht bräunlich gesprenkelt und gestrichelt, Postmediane als Doppellinie ausgebildet. Flügeladerung (Abb. 13): r_1 meist frei, selten mit sc anastomosierend. r_2 immer vom gemeinsamen Stiel von r_3—r_5 entspringend. Zahl der Fühlerglieder sehr inkonstant zwischen 58 und 70 liegend (auch bei Exemplaren vom gleichen Fundort). Palpen überwiegend gelblich beschuppt, das Mittelglied mit wenigen braunen Schuppen, nur das Endglied insgesamt dunkler. Beine stark dunkelbraun gefleckt. Männchen und Weibchen einander sehr ähnlich.

Genitalstruktur der Männchen (Abb. 43)

Coremata in kontrahiertem Zustand spitz kegelförmig, Furca-Arme symmetrisch,

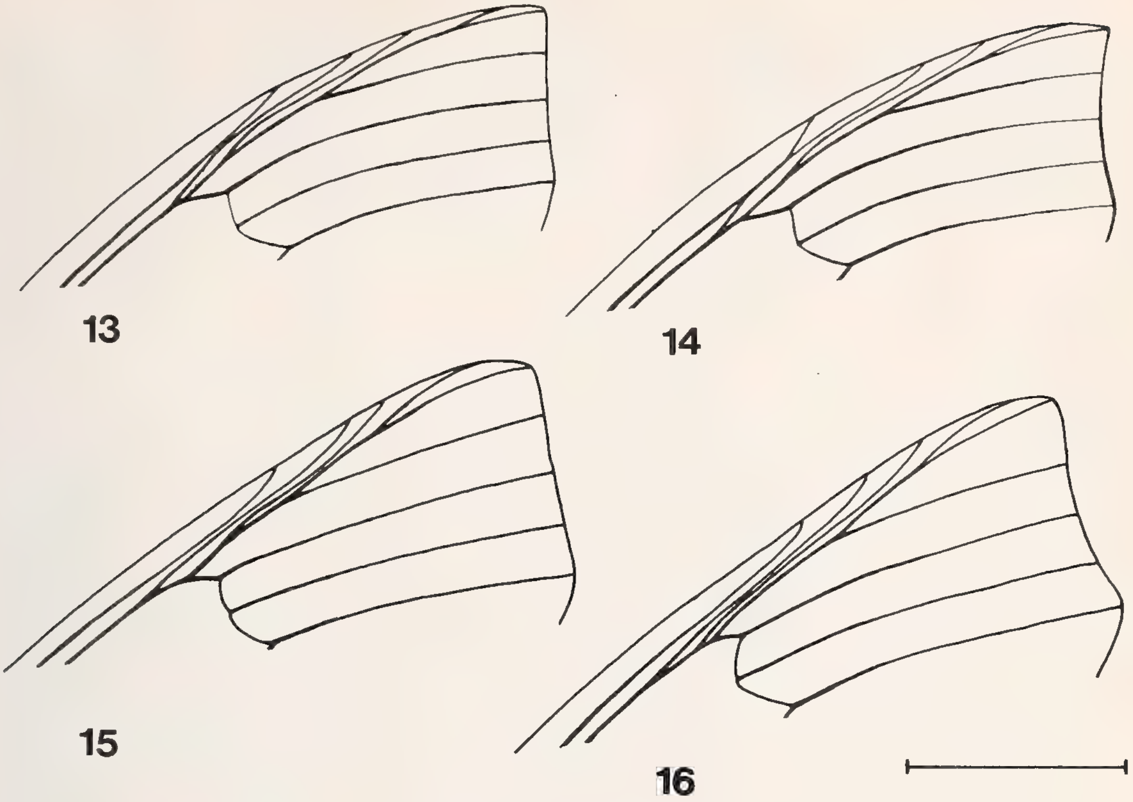


Abb. 13—16: Flügeladerung. — 13: *Spilopera debilis* (Butler); — 14: *Spilopera chui* sp. n.; — 15: *Pareclipsis umbrata* (Warren); — 16: *Pareclipsis serrulata* (Wehrli). Maßstab: 5 mm.

die gemeinsame Basis von Uncus und Gnathos erreichend. Gnathos etwa herzförmig, beide Schenkel distal ein Stück parallel verlaufend, eine recht große, abgerundet-rechteckige Endplatte umschließend.

Genitalstruktur der Weibchen (Abb. 48)
Bursa nicht chitinisiert, ohne Signum. Antevaginalplatte mit breitem Querband.

Variation
Neben der erwähnten Größenvariation sind Unterschiede in der Intensität der Gelbfärbung sowie der grauen Überstäubung festzustellen. Auch der Linienverlauf variiert in beträchtlichem Ausmaß. Unterseits ist vor allem die Doppelstruktur der Postmedianen sowie die Ausdehnung und Färbung des Apikalflecks veränderlich.

Verbreitung
S. debilis kommt von Taiwan über Japan bis nach Nord-Sachalin vor (eine Verbreitungslücke existiert anscheinend im Bereich der Riu-Kiu-Inselkette, die Taiwan mit Japan verbindet). Auf dem Festland ist die Art aus Mittel- und Nordkorea sowie aus dem Ussuri-Gebiet nachgewiesen. Wahrscheinlich kommt sie auch in den angrenzenden Gebieten des nordöstlichen China vor.

Untersuchtes Material
Taiwan: (2 ♂) „Formosa, Staudinger"; Japan, Honshu: (2 ♀) „Rokkosan bei Kobe (1000 m). Japan. Anfg. VIII 34. H. Hoene."; (1 ♀) „Hakone am Fuji (Japan), August 1916, (H. Hoene)"; (1 ♂) „Kamikochi (1500 m), Japanische Alpen, Anfang August 1914, H. Hoene"; (1 ♀)

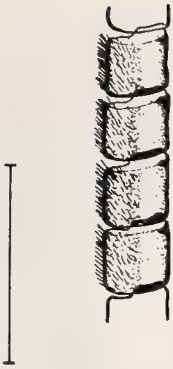
„Karuizawa, Shinano, Japan, July, 1939, Coll. H. Inoue"; (1 ♂) „Nikko, April 51"; (1 ♂) „Mt. Tansawa Japan centr., 28. 5. 1955"; (4 ♂, 4 ♀) „Japon, Yokohama, 1891"; — Japan, Hokkaido: (2 ♀) „Daisetsuzan, Hokkaido, 7. 8. 1953"; — Japan, ohne genaue Angaben: (1 ♂) „Japon, Wileman, 1898"; (1 ♂) „Japan"; (2 ♂, 1 ♀) nur mit rotem Markierungszettel, den Wehrli für japanisches Material ohne nähere Angaben verwendete; — Korea: (1 ♂, 2 ♀) „Biroho im Kongosan (1638 m), Mittel-Korea, 28. 7. 1940. H. Höne"; (1 ♀) „Seishin-Olto, Nord-Korea, A. Kricheldorff"; UdSSR: (1 ♀) „Sutschanski-Rudnik, Wladiwostok occ., Juli, Ussuri."

Spilopera chui sp. n.

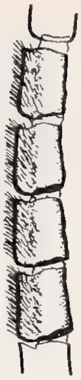
(Abb. 9—12, 14, 17—20, 44, 49)

Beschreibung

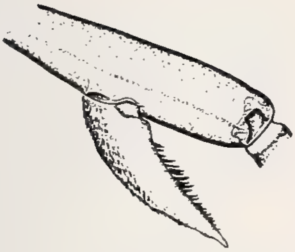
Männchen (Abb. 9, 11). Vorderflügellänge 16—18 mm. Ader r_1 von der Zelle entspringend, meist (in 23 von 27 untersuchten Fällen) mit sc anastomosierend. Ader r_2 immer vom gemeinsamen Stiel von r_3—r_5 (Abb. 14), und zwar von dessen proximaler Hälfte ausgehend. Zahl der Antennenglieder 59—62. Fühler oberseits abwechselnd braun und gelblich beschuppt („geringelt"). Palpen: Grundglied mit senkrecht abstehenden, langen, strohgelben Haarschuppen bekleidet, das Mittelglied mit normalen, schräg abstehenden, braun und gelb gemischten Schuppen, das Endglied glatt anliegend mit kleinen, überwiegend dunkelbraunen Schuppen, lediglich die Spitze gelb. Beine strohfarben, dunkelbraun gestrichelt und gefleckt, ebensolche Flecken an den Seiten des ansonsten fast weißen Abdomens. Beschuppung der sehr schmalen Stirn dunkelbraun, mit hellgelben Schuppen durchsetzt, die im unteren Bereich zu einem unregelmäßigen Querband zusammentreten. Thorax, Abdomen und Flügel cremeweiß, mit grauen Einzelschuppen m. o. w. stark durchsetzt. Diese ansonsten gleichmäßige graue Beschuppung, die dem Falter ein etwas schmutziges Aussehen verleiht, ist auf den Vorderflügeln besonders im Wurzelfeld- und Außenrandbereich konzentriert, während die Mittelbinde weitgehend ausgenommen bleibt. Im Hinterflügel auf den Außenrandbereich beschränkt, in Wurzelnähe treten die Einzelschuppen zu größeren Flecken zusammen. Querlinien der Flügel orangebraun. Antemediane der Vorderflügel von etwa ⅓ des Innenrandes schräg bis zur Zelle verlaufend und bis zur Basis der Ader cu_1 meist deutlich, dann schwächer werdend oder ganz aufgelöst. Nur wenige Exemplare zeigen den weiteren Verlauf: Im spitzen Winkel wurzelwärts gebrochen, erreicht sie nach einem weiteren scharfen Knick — in der Form eines asymmetrischen M — den proximalen Costalfleck. Die Postmediane, etwa im Bereich der Adern m_1 und m_2 undeutlich werdend, verläuft halbkreisförmig zurückgekrümmt und mündet in den distalen Costalfleck. Im Hinterflügel fehlt die Antemediane, die Postmediane ist deutlich und durchquert den Flügel ziemlich gerade, also nicht parallel zum Außenrand. Sie zeigt im costalen Drittel oftmals eine Doppelstruktur. Die Costalflecken dunkelbraun, ebenso die leicht gebogene Linie, die in den Apex mündet. Außensaum in diesem Bereich deutlich konkav, die Saumschuppen, die sonst weißlich gefärbt sind, hier braun. Zellendpunkte oberseits fehlend oder sehr schwach ausgeprägt, unterseits auf allen Flügeln deutlich. Saumpunkte fehlen. Die Unterseite von gleicher Grundfarbe, aber viel klarer gezeichnet. Keine graue Überstäubung, dafür dicht mit braunen Flecken übersät. Zeichnungen wie auf der Oberseite, aber deutlicher und dunkelbraun bis orangebraun. Postmediane der Vorderflügel sowie der Hinterflügel im costalen Drittel als Doppellinie



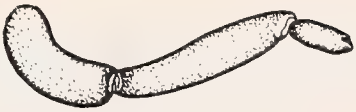
17



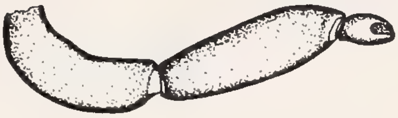
18



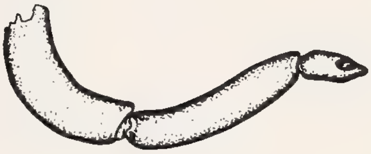
19



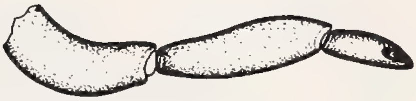
20



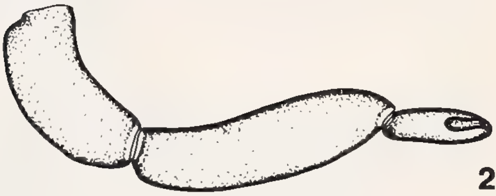
21



22



23



24

Abb. 17—18: *Spilopera chui* sp. n., mittlere Fühlerglieder, Lateralansicht. — 17: ♂; — 18: ♀. Abb. 19: *Spilopera chui* sp. n., ♂, Epiphyse. Abb. 20—24: rechter Labialpalpus des ♂. Abb. 20: *S. chui* sp. n.; — 21: *S. debilis* (Butler); — 22: *Pareclipsis gracilis* (Butler); — 23: *P. umbrata* (Warren); 24: *P. serrulata* (Wehrli). Maßstab: 0.5 mm.

ausgeprägt (Abb. 11). Auch der Apikalfleck deutlich und oft bis zur Postmediane ausgedehnt.

Weibchen (Abb. 10, 12). Vorderflügellänge 18—19 mm, Fühlerglieder 58—64. Aderung wie beim ♂ (die Anastomose zwischen r_1 und sc is bei allen ♀ deutlich ausgeprägt). Flügel insgesamt etwas breiter, Apex stärker gesichelt. Die übrigen Merkmale wie beim ♂.

Variation

Gering, vor allem den Neigungswinkel der Querlinien sowie deren Deutlichkeit im costalen Bereich betreffend. Apexlinie selten als „Apikalfleck" ausgeprägt, d. h. der Raum zwischen der Linie und dem Außensaum ist dunkelbraun anstatt orange beschuppt. Auf der Unterseite ist die Variabilität etwas größer. So kann der Apikalfleck fast vollständig fehlen oder aber sich kräftig und dunkelbraun bis zur Postmedianen ausdehnen. Die Doppelstruktur dieser Linie kann m. o. w. deutlich ausgeprägt sein.

Genitalstruktur der Männchen (Abb. 44)
Coremata in kontrahiertem Zustand eiförmig. Furca-Arme leicht asymmetrisch, der linke kürzer, und der längere rechte Arm weit entfernt von der gemeinsamen Basis von Uncus und Gnathos endend. Letzterer etwa wie ein gleichseitiges Dreieck geformt, mit geraden Schenkeln, die apikal in eine sehr kleine Endplatte münden. Übrige Merkmale siehe Gattungscharakteristik.

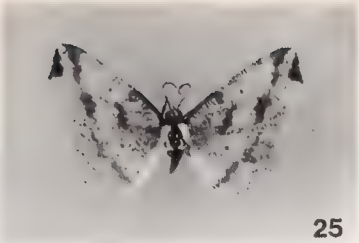
Genitalstruktur der Weibchen (Abb. 49)
Signum vorhanden. Stark chitinisiertes Querband der Antevaginalplatte sehr schmal.

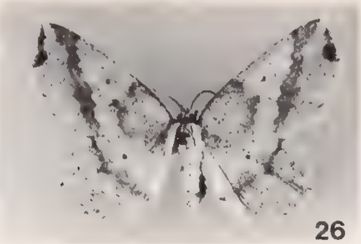
Unterschiede zu *S. debilis*
S. debilis ist in der Regel intensiver gelblich gefärbt, obwohl es auch hier Exemplare gibt, vor allem in den nördlicheren Teilen des Verbreitungsgebietes, die fast weiß sind. Die graue Bestäubung bei *debilis* gleichmäßiger, auch die Mittelbinde einschließend. Ein gutes äußeres Merkmal, jedoch bei vielen Individuen nicht ausreichend deutlich erkennbar, ist der Verlauf der Antemedianlinie in der Zelle: bei *debilis* bildet sie ein symmetrisches M, während sie bei *chui* deutlich asymmetrisch ausgebildet ist. Im Zusammenhang mit dem anderen Linienverlauf stehen bei *debilis* die Costalflecken dichter zusammen. Auf der Unterseite fällt auf, daß bei *chui* alle vier Zellendflecken stets deutlich sind, bei *debilis* jedoch meist nur die der Vorderflügel, die der Hinterflügel, falls erkennbar, jedenfalls viel schwächer ausfallend. Auch die Aderung ist meist unterschiedlich: bei *debilis* tritt meist keine Anastomose von r_1 mit sc auf, allerdings gibt es sehr seltene Exemplare, bei denen eine solche auftritt, ebenso, wie es Exemplare von *chui* gibt, die keine Anastomose besitzen. Absolut sichere äußere Unterscheidungsmerkmale gibt es also nicht, jedoch lassen sich beide Arten anhand der Genitalien trennen: beim ♂ anhand der Länge der Furca-Arme, der Form der Gnathos-Endplatte sowie der Choremata, beim ♀ durch das Vorhandensein oder Fehlen des Signums und die unterschiedliche Struktur hauptsächlich der Antevaginalplatte.

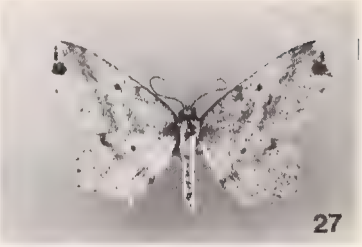
Phänologie und Bionomie
Die neue Art stammt aus der Bergwald-Region des Tapaishan-Massivs und wurde hier in zwei Höhenzonen (1700 m und 3000 m Höhe über dem Meeresspiegel) gefan-

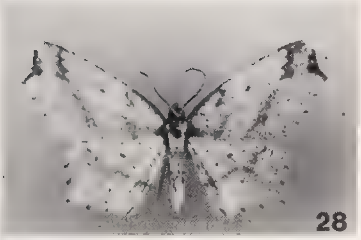
→

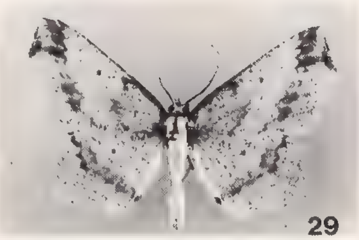
Abb. 25—35: *Pareclipis*-Arten, Oberseite. — 25, 26: *P. gracilis (Butler); — 25:* ♂, Japan, Yokohama, 1891; — 26: ♀, Japan, Okutama Valley, 700 m, Juli 1967, leg. K. H. Nikodemus; — 27—32: *P. serrulata* (Wehrli); — 27: ♂, Ost-Tien-Mu-Shan, 1500 m, April 1931, H. Höne; — 28, ♀, dto., 20. 4. 1931; — 29: ♂, Lectotypus, West-Tien-Mu-Shan, 1600 m, Pz. Chekiang, 25. 5. 1932, H. Höne; 30: ♀, Ost-Tien-Mu-Shan, 1500 m, Prov. Chekiang, 27. 5. 1931, H. Höne; — 31: ♂, Berg Ost-Tien-Mu-Shan b. Lingan (1500 m), Prov. Chekiang, 11. 9. 31, H. Höne; — 32: ♀, dto.; — Abb. 33—34: *P. umbrata* (Warren) — 33: ♂, Khasis, Nat. Coll.; — 34: ♂, Himalaya, Sikkim, Teosta, E. Pfeiffer, München; — Abb. 35: *P. umbrata kwantungensis* (Wehrli), ♂, Lectotypus, Canton, China. — Abb. 36—42: *Pareclipsis*-Arten, Unterseite. — 36: ♀, *gracilis* (26); — 37: ♂, *serrulata* (27); — 38: ♀, *serrulata* (28); — 39: ♂, *serrulata*, Lectotypus (29); — 40: ♀, *serrulata* (32); — 41: ♂, *umbrata* (33); — 42: ♂, *umbrata kwantungensis* (35).

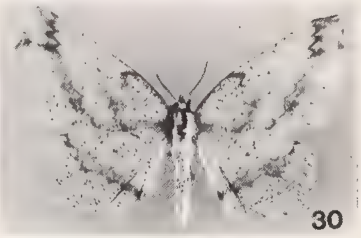

25

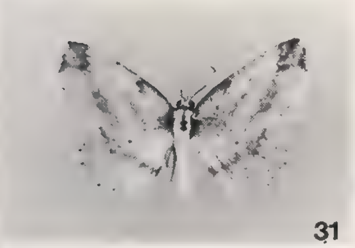

26

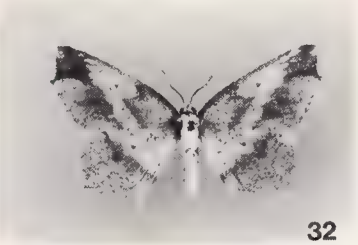

27

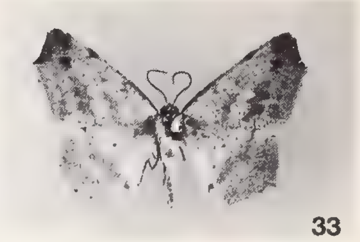

28

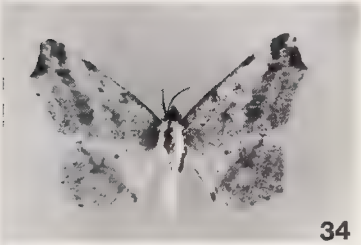

29

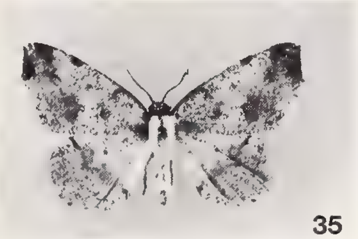

30

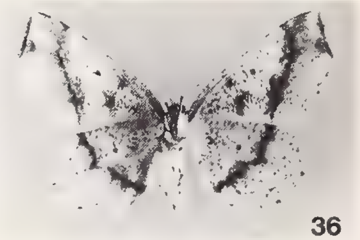

31

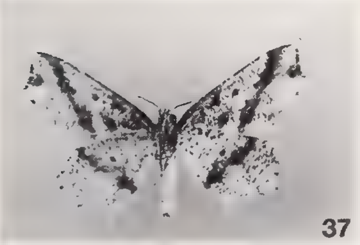

32

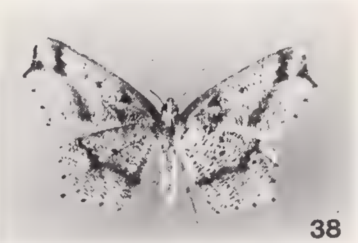

33

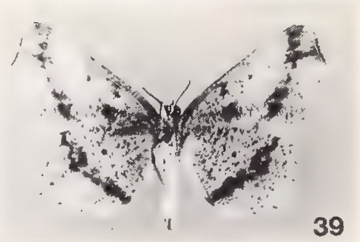

34

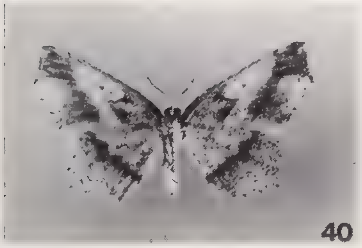

35

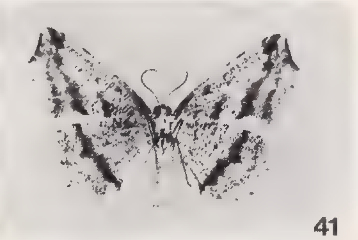

36

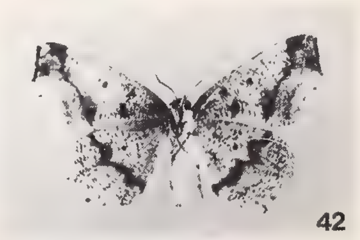

37


38


39


40


41


42

gen, wobei der größere Teil aus der niedrigeren Lage stammt. Fangzeit Ende Mai bis Anfang Juli, gut ⅔ der Tiere stammt aus der 3. Junidekade. Die Art ist anscheinend univoltin. Über Biologie und Präimaginalstadien ist nichts bekannt.

Verbreitung

Bisher nur vom Typenfundort bekannt: Tapaishan-Massiv in der Tsinlingshan-Kette (ca. 34° N, 107° 50' E) im Süden der Provinz Shǎnxī (= Shensi).

Untersuchtes Material

Holotypus ♂. „Tapaishan im Tsinling, Sued-Shensi (China), L, 30. 6. 1935. H. Höne" (L = 1700 m).

Paratypen: 19 ♂, 4 ♀, gleicher Fundort wie Holotypus, 1700 m. (2 ♂) 19. 6. 1935, (2 ♂) 20. 6. 1935, (1 ♂) 22. 6. 1935, (1 ♂) 24. 6. 1935, (1 ♂) 25. 6. 1935, (1 ♂) 26. 6. 1935, (3 ♂) 30. 6. 1935, (1 ♂) 1. 7. 1935, (2 ♂) 2. 7. 1935. — gleicher Fundort wie Holotypus, 3000 m. (1 ♀) 15. 6. 1936, (1 ♀) 20. 6. 1935, (1 ♂, 1 ♀) 21. 6. 1935, (1 ♂) 25. 6. 1935, (2 ♂) 26. 6. 1935, (1 ♂) 29. 6. 1935, (1 ♂, 1 ♀) 3. 7. 1935.

— zusätzliches Material. (1 ♂) 31. 5. 1936, (1 ♂) 29. 6. 1935, (1 ♀) 2. 7. 1935; 1700 m. Diese drei Exemplare wurden nicht in die Typenserie aufgenommen, da ihnen das Abdomen fehlt.

Der Holotypus sowie der größte Teil der Paratypen verbleibt in der Sammlung des ZFMK, je 3 Paratypen (2 ♂, 1 ♀) werden in der Sammlung des British Museum (N. H.) und der Academia Sinica (Beijing) deponiert.

Benennung

Die Namensgebung erfolgt zu Ehren des bekannten chinesischen Lepidopterologen Zhu Hongfu (Chu, H. F.), Mitglied der Academia Sinica und Autor vieler chinesischer Nachtfalterarten, u. a. auch vieler Geometriden.

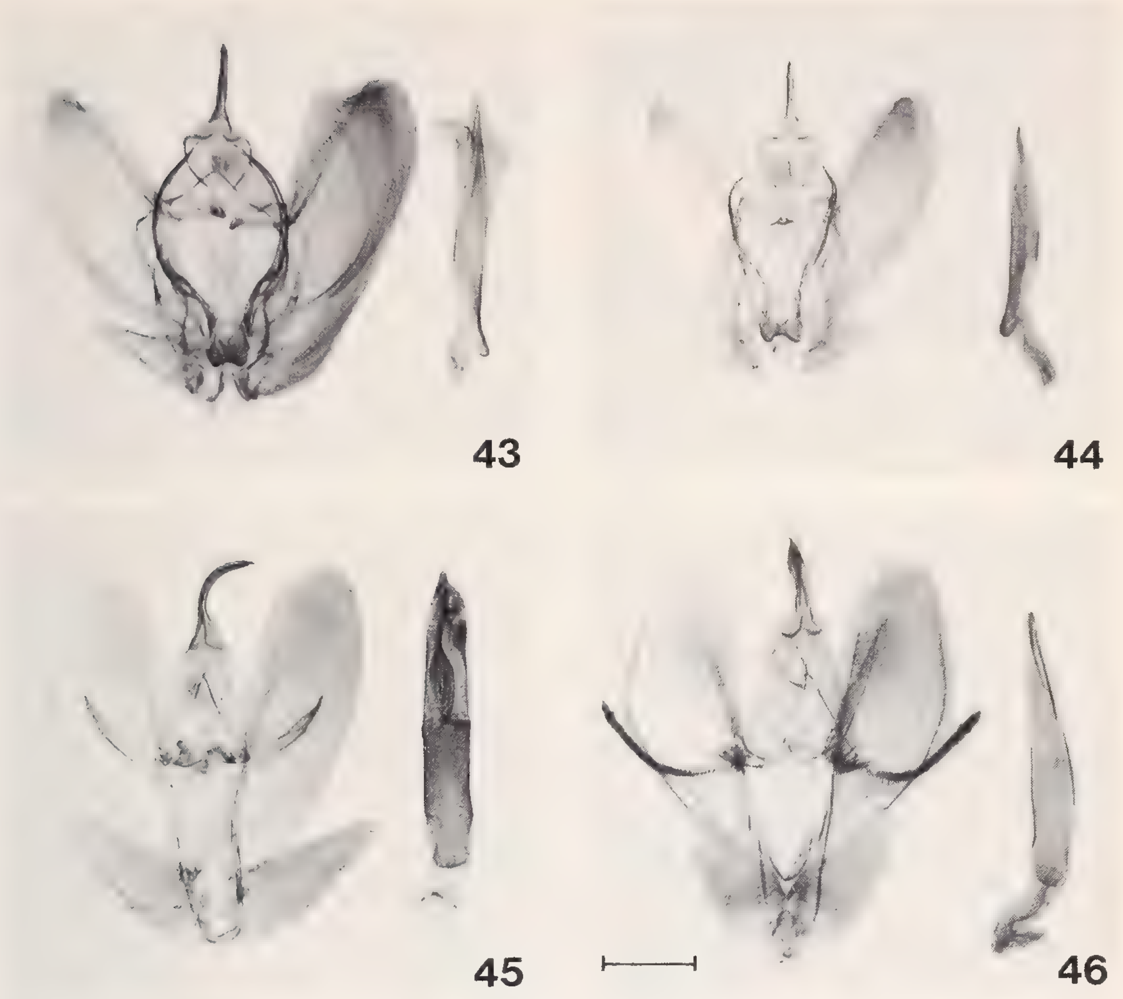
Pareclipsis Warren

Pareclipsis Warren 1894: 462; Inoue 1950: 678 (als „*Paraclipsis*"); 1956: 353; 1957: 284; 1977: 314; 1982: 307.

Größe und Körperform wie bei *Spilopera*. Fühler sehr ähnlich, mit 60—74 Gliedern. Glieder etwas weniger stark gekielt, ventral kleine Lücken lassend („gesägt"). Stirn leicht abstehend („rauh") beschuppt. Palpen, Rüssel, Beine sehr ähnlich *Spilopera*. Apex des Vorderflügels nicht so stark vorspringend wie bei *Spilopera*, stumpf gerundet, Außensaum auf m_3 mit kräftigem Vorsprung (Strecke Wurzel—Apex etwa gleich Strecke Wurzel—Ende von m_3). Außensaum unter dem Apex daher schräg. Ader r_1 von der Zelle und immer frei (d. h. keine Anastomose mit sc eingehend), r_2 von der Zelle oder vom gemeinsamen Stiel von r_3-r_5 entspringend. Ursprung von r_1 weit von dem von r_2 bzw. dem gemeinsamen Stamm von r_2-r_5 entfernt. Ebenfalls keine Fovea. Hinterflügel-Außenrand auf Ader m_3 mit sehr deutlichem Vorsprung. Saumschuppen an den Aderenden meist schwärzlich gefärbt. Flügelfläche nicht mit dunklen Einzelschuppen überstäubt, sondern m. o. w. dicht gefleckt und gestrichelt (immer mehrere Schuppen zusammenstehend).

Genitalstruktur beim Männchen

Neben den typischen Gruppenmerkmalen (s. *Spilopera*) findet man bei *Pareclipsis* folgende Besonderheiten: Eine von der Valvenbasis in der Nähe der Costa ausgehende Harpe von arttypischer Ausprägung; einen Uncus, der der Länge nach zweigeteilt ist; ein stark verlängertes, fast parallelrandiges Tegumen und ein ebenfalls stark verlängertes, dünnes Vinculum. Es fehlen die Sonderbildungen der Juxta, die man



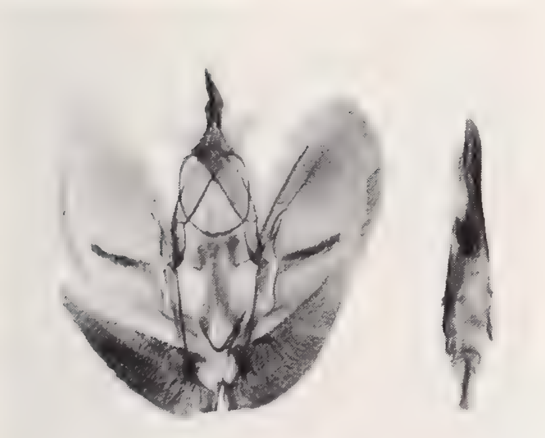


Abb. 43—47: Männlicher Genitalapparat von *Spilopera* und *Pareclipsis*. — 43: *Spilopera debilis* (Butler) — Genitalpräparat ZFMK-Nr. 905-DS; — 44: *S. chui* sp. n. (907); 45: *Pareclipsis gracilis* (Butler) (904); — 46: *P. serrulata* (Wehrli) (912); — 47: *P. umbrata* (Warren) (914). Maßstab: 1 mm.

bei *Spilopera* findet (Furca!). Der Gnathos ist noch zarter als bei voriger Gattung, ist am distalen Ende fein zugespitzt oder abgerundet und ohne Endplatte. Aedoeagi sehr unterschiedlich (s. bei den Arten).

Genitalstruktur beim Weibchen
(*P. umbrata* konnte nicht untersucht werden)
Corpus bursae mit sehr großem, länglich-ovalen, stark chitinisierten und gezähnten Signum. Antrum sehr weit und ebenfalls kräftig sklerotisiert. Ovipositor und Apophysen extrem kurz.

Typusart
Endropia gracilis Butler, 1879.

Enthaltene Arten
P. gracilis, P. umbrata, P. serrulata.

Verbreitung
Ostindien (Assam, Sikkim), Südost- und Ostchina, Taiwan, Japan (Riu-Kiu-Inseln bis Honshu).

Pareclipsis gracilis (Butler)

(Abb. 22, 25, 26, 36, 45, 50)

Endropia gracilis Butler 1879: 371.
Pareclipsis gracilis: Warren 1894: 462; Inoue 1950: 678. (als „*Paraclipsis*"); 1956: 353; 1957: 284; 1977: 314; 1982: 307, pl. 105: 27—29.
Spilopera gracilis: Hampson 1895: 190; Matsumura 1905: 152; Prout 1915: 345; Wehrli 1940: 379.

Vorderflügellänge 15—19 mm. Grundfarbe der Flügel hell ocker, die breiten Querlinien dunkel ockerbraun. Apikalfleck dunkelbraun. Antemediane in der Zelle wurzelwärts geknickt, Postmediane mit geschweifter Innen- und gerader, dunklerer Außenbegrenzung. Diese Doppellinie erweitert sich trichterförmig in Costanähe. Apikalfleck bei einem Exemplar sehr klein, auf den Raum zwischen m_1 und m_3 begrenzt, sonst schmaler werdend bis zum Apex auslaufend. Alle Zellendpunkte oberseits und auch unterseits sehr deutlich. Unterseite heller, gelblich, stärker gestrichelt als die Oberseite. Antemediane noch undeutlicher als auf der Oberseite, Postmediane aller Flügel kräftig, braun, die äußere Begrenzungslinie stärker ausgeprägt, die innere oft streckenweise aufgelöst. Apikalflecken schwächer als auf der Oberseite. — Randschuppen zwischen Apex und m_3 dunkelbraun. Flügeladerung: r_1 und r_2 von der Zelle entspringend, völlig frei verlaufend. Zahl der Fühlerglieder zwischen 64 und 68 (n = 5). Kopf, Thorax und Abdomen wie die Flügelgrundfarbe, nur Patagia dunkel ockerbraun dazu im Kontrast stehend. Palpen mit hell-ockrigem Grundglied, dunklerem Mittel- und Endglied, letzteres mit heller Spitze. Beine wenig auffallend gefleckt.

Variation
Es treten Exemplare mit verdunkeltem Wurzel- und Außenrandfeld der Vorderflügel sowie verdunkeltem Außenrandfeld der Hinterflügel auf. Die Mittelbinde der Vorderflügel und der basale Teil der Hinterflügel bleibt meist hell. Auch total verdunkelte Exemplare können vorkommen (Inoue 1982, pl. 105: 29). Die Ausdehnung der Apikalflecken kann variieren, wie bereits erwähnt. Der Linienverlauf ist ansonsten recht konstant.

Genitalstruktur der Männchen (Abb. 45)
Harpe groß, dreikantig, zugespitzt, distaler Rand fein gezähnelt. Gnathos länglich

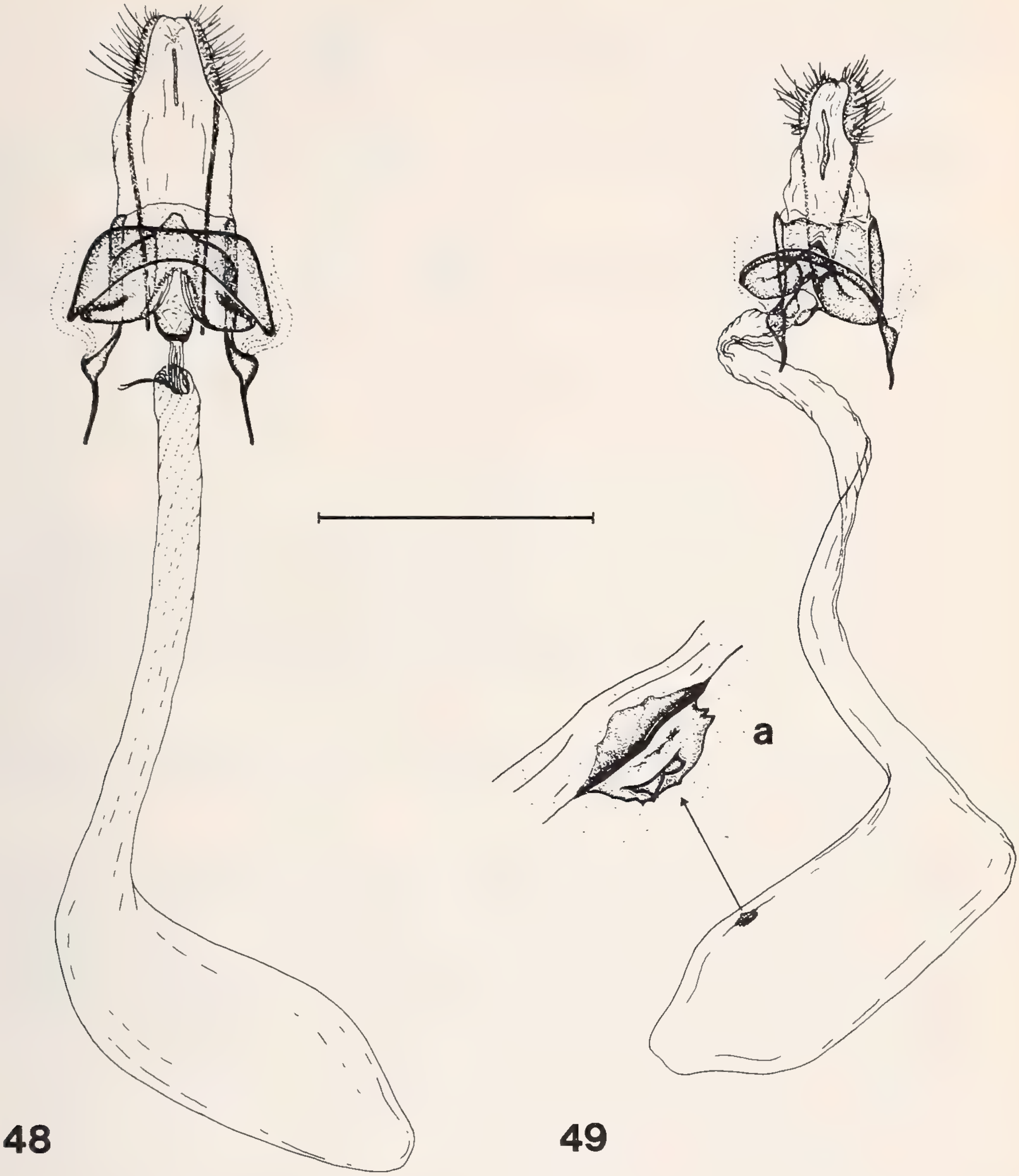


Abb. 48—49: Weiblicher Genitalapparat der *Spilopera*-Arten. — 48: *S. debilis* (Butler) — Genitalpräparat ZFMK-Nr. 906-DS; — 49: *S. chui* sp. n. (908). Maßstab: 2 mm. 49a: dto., Signum, stark vergrößert.

herzförmig, in eine feine Spitze auslaufend. Aedoeagus mit einem großen geraden Cornutus auf einem länglich-runden, gefurchten Basalteil, das doppelt so groß ist wie der Cornutus selbst. Apikal außerdem eine äußere Chitinleiste mit senkrecht aufsitzendem Zahn.

Genitalstruktur der Weibchen (Abb. 50)
Im Anfangsteil des Ductus bursae ein quer verlaufendes, hammerförmiges, mit Längsrippen versehenes Teilstück auffallend. Antevaginalplatte nicht chitinisiert.

Verbreitung
P. gracilis ist aus Taiwan und Japan (Riu-Kiu-Inselkette nördlich bis Honshu) nachgewiesen.

Untersuchtes Material
Japan: (1 ♂) „Nikko, 5. V. 1923, Dr. E. Wehrli, Basel"; (1 ♂, 2 ♀) „Japon, Yokohama, 1891"; (1 ♀) „Okutama Valley (700 m) zwischen Ome und Okutama-Ku, Juni 1967, leg. Nikodemus"; (1 ♀) dto., Juli 1967.

Pareclipsis umbrata (Warren), comb. nov.

(Abb. 15, 23, 33, 34, 41, 47)

Spilopera umbrata Warren 1894: 403; Wehrli 1940: 379.
Spilopera gracilis: Hampson 1895: 190, Fig. 105 (nec Butler).

Ähnlich *gracilis* Butler, etwas kurzflügeliger, Außenrand auf m3 nicht so stark vorspringend. Vorderflügellänge 16—17 mm (nur ♂). Grundfarbe dunkler, bräunlich-ockerfarben. Querlinien oberseits undeutlicher, Postmediane schräger verlaufend, mündet mehr in Apexnähe in die Costa. Costalfleck bei ⅔ der Costa (fehlt bei *gracilis* und *serrulata*). Zahl der Fühlerglieder 62 und 66. Übrige Merkmale sehr ähnlich *gracilis.*

Variation
Die drei Exemplare untereinander recht ähnlich, nur wenig in Bezug auf Grundfarbe und Verdunkelungsgrad des Mittelfeldes variierend.

Genitalstruktur der Männchen (Abb. 47)
Harpe etwa von derselben Stelle ausgehend und von vergleichbarer Größe wie bei *gracilis*, aber aus etwa 40—45 kräftigen Einzeldornen bestehend, die einem gemeinsamen Chitinband aufsitzen. Gnathos breit oval, nicht in eine Spitze auslaufend, distal kaum wahrnehmbar verbreitert. Aedoeagus apikal mit äußerer, länglicher, chitinisierter Platte, die dicht mit feinen Zähnen besetzt ist. Vesica mit knäueliger Struktur.

Die Genitalstruktur der Weibchen konnte nicht untersucht werden.

Verbreitung
Ost-Indien (Assam, Sikkim).

Untersuchtes Material
(2 ♂) „Khasis, nat. Coll."; (1 ♂) „Himalaya, Sikkim, Teosta, E. Pfeiffer, München".

Pareclipsis umbrata kwantungensis (Wehrli), comb. nov.

(Abb. 35, 42)

Spilopera umbrata kwantungensis Wehrli 1940: 379, Taf. 30: i.

Wehrli beschreibt diese Subspezies als „weniger bräunlich, mehr grau tingiert, stärker dunkel bestreut. Beide Linien der Vorderflügel sowie die Postmediane der Hinterflügel bilden breitere, unregelmäßigere Flecken und sind am Hinterflügel etwas vor der Mitte stärker auswärts gewinkelt." — Diese Beschreibung trifft in allen Punkten

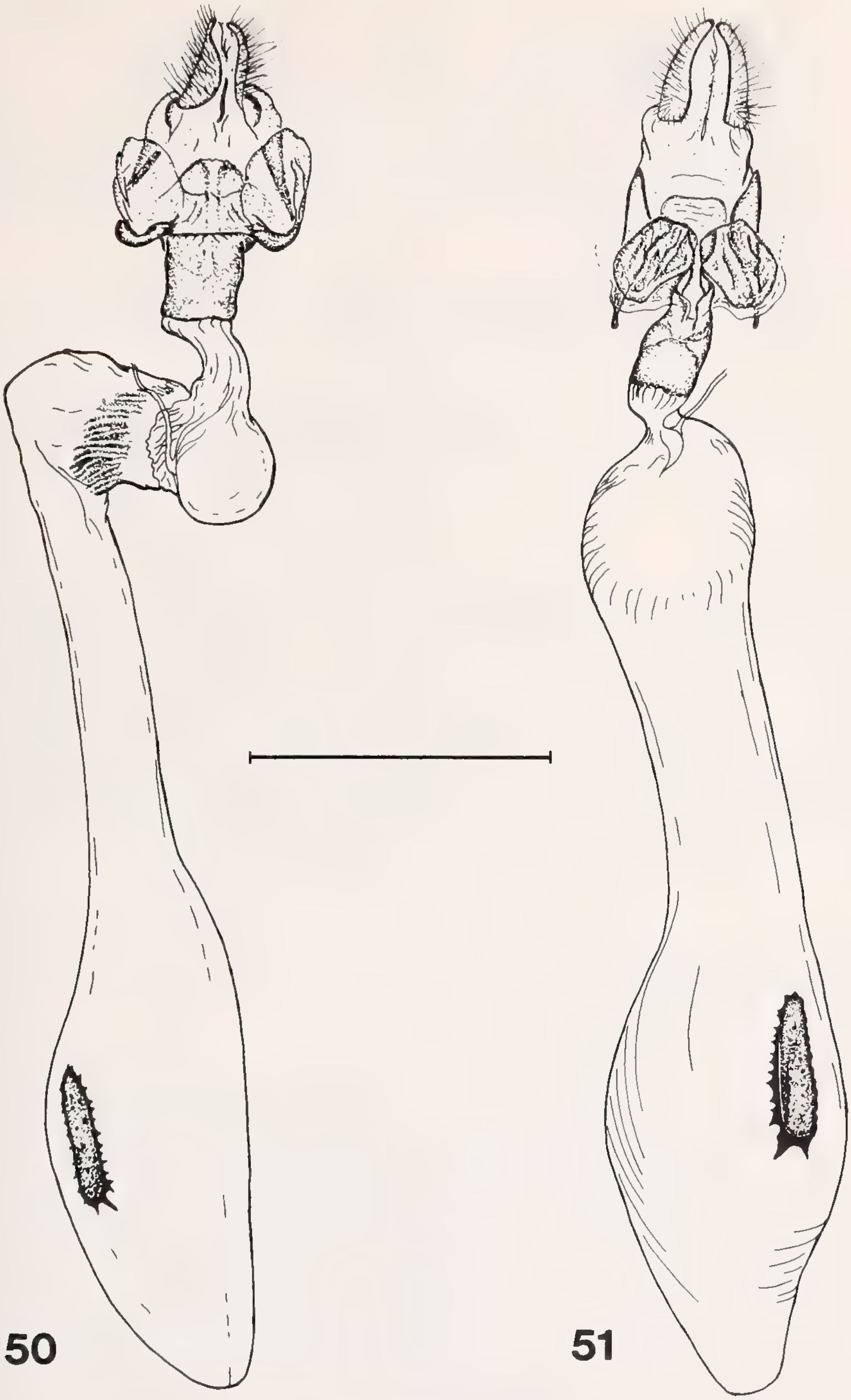


Abb. 50—51: Weiblicher Genitalapparat der *Pareclipsis*-Arten. — 50: *P. gracilis* (Butler) — Genitalpräparat ZFMK-Nr. 909; — 51: *P. serrulata* (Wehrli) (913). Maßstab: 2 mm.

zu, und in der Tat machen die Tiere aus Kwantung einen deutlich anderen Eindruck. Solange keine intermediären Formen aufgefunden werden, sollte diese Subspezies beibehalten werden. — Ergänzung zu obiger Beschreibung: Zahl der Fühlerglieder

70—74 (n = 3!), Patagia und Mittelglied der Palpen viel dunkler als bei *umbrata umbrata*, Beine kräftiger gefleckt.

Variation

Die drei untersuchten Männchen sind untereinander sehr ähnlich und variieren nur in Bezug auf die Größe des Apikalflecks und die Deutlichkeit der Zeichnung.

Genitalstruktur der Männchen

Nur geringe graduelle Unterschiede zur Nominat-Subspezies.

Die Genitalstruktur der Weibchen konnte nicht untersucht werden.

Verbreitung

Bisher nur aus der Provinz Guangdong (Kwangtung) im Süden Chinas bekannt. Wehrlis Vermutung, die Unterart könnte noch weiter nordöstlich gefangen werden, hat sich trotz des umfangreichen Materials aus Fujian (Fukien) und Zhejiang (Chekiang) nicht bestätigt.

Untersuchtes Material

3 ♂ (Syntypen). Mit Sicherheit das Material, das Wehrli zur Beschreibung vorlag. Als Lectotypus wird das am besten erhaltene Exemplar, das auch von Wehrli als Typus bezettelt wurde, hiermit festgelegt: Lectotypus, ♂. „Canton, China" — „*Spilopera umbrata* Warr. *kwantungensis* Wehrli, ♂ Type." (rotes Etikett) — „*Spilopera umbrata* Warr. *kwantungensis* Wehrli, abgebildet Seitz IV, Suppl., fig." (gelbes Etikett) — „03150" (Tagebuch-Nr. H. Hönes). — Paralectotypus, ♂. „China mer. occ., Kwangtung sept., Lienping." — „*Spilopera umbrata* Warr. *kwantungensis* Wehrli. Dr. Wehrli" — gen. prep. ZFMK 903-DS. — Paralectotypus, ♂. „05887" (Tagebuch-Nr. H. Hönes) — „v. *kwantungensis* Wehrli." — Dieser Falter besitzt kein Abdomen, und die genaue Herkunft — ob Lienping oder Canton — ließ sich bisher nicht ermitteln. Da insgesamt nur 3 Exemplare existieren, wurde auch dieses als Paralectotypus festgelegt.

Pareclipsis serrulata (Wehrli), comb. nov.

(Abb. 16, 24, 27—32, 37—40, 46, 51)

Spilopera serrulata Wehrli 1937: 118; 1940: 379.

Wehrli hebt in seiner Beschreibung als wesentliche Unterschiede zu *gracilis* hervor: 1) die mindestens im costalen Drittel viel stärker und schärfer gezackte, dunklere und deutlicher hervortretende Postmediane der Vorderflügel, 2) die doppelte, ebenfalls stärker gezackte Postmediane der Hinterflügel ober- und unterseits, 3) den reduzierten, teilweise fehlenden Fleck des subapikalen Ausschnitts, 4) die rauchige, zur Bildung von Flecken neigende Übergießung des vordersten Drittels des Außenfeldes, 5) die rotbraune Costalstrieme der Vorderflügel unterseits. — Zum Linienverlauf kann noch ergänzt werden, daß die Postmediane der Vorderflügel deutlich schräger verläuft als bei gracilis und ein wenig näher dem Apex in die Costa mündet. *Serrulata* besitzt auch eine andere Flügelform: die Strecke Wurzel—Apex der Vorderflügel ist im Verhältnis noch etwas kürzer als bei den verwandten Arten, wodurch der Vorsprung auf m_3 noch stärker betont wird. Auch der Saumvorsprung der Hinterflügel ist länger, die Flügel selbst sind eckiger. — Grundfärbung der Falter ähnlich *gracilis* (s. aber Abschnitt Variation). Zahl der Fühlerglieder 60—72. Palpen deutlich größer als bei den übrigen Arten. Flügeladerung wie bei *gracilis*, d. h. r_1 und r_2 frei, von der Zelle.

Variation

Die Grundfarbe der Flügel variiert beträchtlich. Sehr häufgig sind Exemplare mit stark augehellten Flügeln, aber auch partiell oder ganz verdunkelte Tiere treten auf. Die Ausdehnung des Apikalflecks kann, wie schon Wehrli beschrieb, sehr unterschiedlich sein (bis zum völligen Fehlen des Flecks), nur 3 von 42 Exemplaren zeigen diese Zeichnungskomponente in normaler Ausprägung, wie es bei *gracilis* die Regel ist.

Genitalstruktur der Männchen (Abb. 46)

Harpe prinzipiell ähnlich der von *umbrata*, aber stark verlängert und gebogen über den Ventralrand der Valven ragend. Gnathos abgerundet rechteckig, distal sehr schwach verdickt, ohne Spitze. Aedoeagus mit zwei in der Spitze zusammenlaufenden Chitinleisten, dazwischen eine kleine Gruppe winziger Dornen.

Genitalstruktur der Weibchen (Abb. 51)

Ductus bursae stark erweitert, Antevaginalplatte gefurcht und gefaltet, median tief gespalten und mit feinen Zähnchen besetzt.

Verbreitung

Ost- und Südostchina, ca. zwischen dem 27. und 32. Breitengrad (Provinzen Jiangsu (Kiangsu), Zhejiang und Fujian).

Untersuchtes Material

34 ♂, 11 ♀. Die Syntypen-Serie Wehrlis — 8 ♂ Mai, Juni; 4 ♂ Ende Juli, August und September — konnte mit Hilfe handschriftlicher Bestimmungs- und blauer Markierungsetiketten Wehrlis unter dem inzwischen wesentlich umfangreicher gewordenen Material identifiziert werden.

Lectotypus ♂, hiermit festgelegt, etikettiert: „West-Tien-Mu-Shan (1600 m), Pz. Chekiang, 25. 5. 1932, H. Höne." — „*Spilopera serrulata* Wehrli, ♂ Type" (rotes Etikett) — „*Spilopera serrulata* Wehrli, abgebildet Seitz IV, Suppl. fig." (gelbes Etikett).

Paralectotypen: (1 ♂) gleiche Daten wie Lectotypus; (2 ♂) gleicher Fundort wie Lectotypus, 4. 6. 1932; (1 ♂) dto., 7. 6. 1932; (1 ♂) dto., 26. 9. 1932; (2 ♂) „Ost-Tien-Mu-Shan, Mai 1931, 1500 m, H. Höne"; (1 ♂) „Berg Ost-Tien-Mu-Shan b. Lingan (1500 m), Prov. Chekiang, 26. 5. 31, H. Höne"; (1 ♂) dto., 11. 9. 31; (1 ♂) „Ost-Tien-Mu-Shan, 1500 m, Prov. Chekiang, 14. 7. 1931, H. Höne." — gen. prep. ZFMK 904-DS; (1 ♂) dto., 5. 8. 1931 — „*Spilopera serrulata* Wehrli, II. Gen., abgebildet Seitz IV, Suppl. fig."

Typenverbleib: Der Lectotypus und 8 Paralectotypen verbleiben in der Sammlung des ZFMK, 3 Paralectotypen befinden sich in der Sammlung des BMNH.

Weiteres Material (wurde erst später präpariert und lag Wehrli zur Beschreibung nicht vor): (11 ♂, 2 ♀) „West-Tien-Mu-Shan (1600 m), Pz. Chekiang, H. Höne" — 4. 4. 1932 (1 ♂), 18. 4. 1932 (1 ♂), 22. 4. 1932 (1 ♂), 23. 4. 1932 (3 ♂), 27. 4. 1932 (1 ♂), 4. 6. 1932 (1 ♂), 2. 7. 1932 (1 ♂), 22. 7. 1932 (1 ♀), 25. 7. 1932 (1 ♂), 26. 7. 1932 (1 ♂), 27. 9. 1932 (1 ♀). (6 ♂, 9 ♀) „Ost-Tien-Mu-Shan, 1500 m, H. Höne" — April 1931 (3 ♂, 1 ♀), 4. 4. 1931 (1 ♂), 20. 4. 1931 (1 ♀), Mai 1931 (2 ♂, 2 ♀), 27. 5. 31 (1 ♀), 13. 7. 1931 (1 ♀), 11. 8. 1931 (1 ♀), 11. 9. 1931 (2 ♀). (1 ♂) „Lungtan b. Nanking, Prov. Kiangsu, China, 25. 7. 1933, H. Höne." (1 ♂) „Kuatun (2300 m) 27,40 n. Br., 117,40 ö. L., J. Klapperich, 19. 4. 1938 (Fukien)." (1 ♂) nur mit Hönes Tagebuch-Nr. „25822" (wahrscheinlich West-Tien-Mu-Shan, Mai 1932).

Bemerkungen

Wehrli (1937: 118) gibt an, daß *serrulata* in zwei Generationen auftritt (Mai, Juni und Ende Juli, August und September). Das neu hinzugekommene Material macht es notwendig, diese Angabe zu korrigieren: allem Anschein nach fliegt diese Art in 4—5 Generationen. Bereits vom April liegt eine Serie von kleinen Exemplaren vor, die etwa Wehrlis 2. Generation entsprechen. Ab Ende April erscheinen die größeren Tiere, die Wehrli als 1. Generation betrachtete und die bis in den Juni hinein fliegen. Daran schließt sich ab Juli Wehrlis 2. Generation an, in Wirklichkeit bereits die dritte. Ab August und im September erscheinen dann noch einmal habituell unterschiedliche Falter: noch etwas kleiner als die vorige Generation, besonders die Weibchen, und oft mit charakteristischen Verdunkelungen des Außen- und Basalfeldes der Flügel. Ein einzelnes ♀ von Ende September, das wieder den Mai-Exemplaren gleichkommt, könnte eine eventuell noch auftretende 5. Generation andeuten. — Leider ist nicht bekannt, welches Stadium bei dieser Art überwintert, wie überhaupt zur Biologie keine Angaben vorliegen.

Systematische Stellung weiterer *Spilopera*-Arten

Prout (1915: 345) und Wehrli (1940: 379) führen in der Gattung *Spilopera* noch zwei weitere Arten auf: *crenularia* Leech und *roseimarginaria* Leech, die beide untersucht werden konnten, aber Gegenstand einer weiteren, in Vorbereitung befindlichen Arbeit sein werden. Es hat sich bisher folgendes aus den Voruntersuchungen ergeben:

1) *Spilopera crenularia* Leech (von der Wehrli, l. c., eine neue Unterart, *S. crenularia lepta*, beschrieben hat) ist nahe verwandt mit einer Gruppe untereinander recht ähnlicher Arten, die unter das Genus *Leptomiza* Warren subsummiert wurden (z. B. *L. bilinearia* Leech, *L. hepaticata* Swinhoe). Für diese Artengruppe wird wahrscheinlich die Gattung *Pristopera* Swinhoe wieder eingeführt werden müssen, was aber erst nach der Untersuchung des Typus von *L. hepaticata* Swh. entschieden werden kann.

2) *Spilopera roseimarginaria* Leech ist nächstverwandt mit *Leptomiza* (bzw. *Ocoelophora* n. Wehrli 1940: 337) *crenularia* Leech (nicht zu verwechseln mit der oben erwähnten *Spilopera crenularia* Leech). Beide Arten gehören jedoch nicht in die Gattung, in der sie jetzt stehen. Es wird zur Zeit untersucht, ob sie einer existierenden Gattung zugeordnet werden können oder ob für sie eine neue Gattung aufgestellt werden muß.

Hampson (1895: 190—193) nennt noch eine Reihe weiterer „*Spilopera*"-Arten aus Indien, die aber zum überwiegenden Teil durch die (ungerechtfertigte) Synonymisierung der Gattung *Callerinnys* Warren mit *Spilopera* in diese Gattung gelangten. Jedoch gehören keineswegs alle diese Arten wirklich zu *Callerinnys*. Auch hier kann nur die Untersuchung der Typen Aufschluß geben.

Zusammenfassung

Die von W. Warren 1894 beschriebene Spannergattung *Pareclipsis* (Typusart: *Endropia gracilis* Butler) wurde in der europäischen Literatur lange Zeit als Synonym zu *Spilopera* Warren, 1893, betrachtet. Erst Inoue führte sie 1950 für die in Japan beheimatete Art *gracilis* wieder ein, ohne zu untersuchen, welche anderen Arten eventuell noch in diese Gattung gestellt werden müßten. Die vorliegende Arbeit sollte unter anderem diese Frage klären. Es konnte gezeigt werden, daß von den bisher in der Gattung *Spilopera* geführten Arten nur die Typusart wirklich dorthin gehört. Hinzu kommt eine zweite Art, *S. chui* sp. n. aus China, die neu beschrieben wird. Zur Gattung *Pareclipsis* werden zwei weitere Arten gestellt: *P. umbrata* (Warren), comb. nov. und *P. serrulata* (Wehrli), comb. nov. Beide Gattungen werden ausführlich beschrieben und alle Arten abgebildet. Die systematische Stellung der übrigen beiden, von Prout und Wehrli für die Palaearktis aufgeführten Arten *S. crenularia* Leech und *S. roseimarginaria* Leech wird diskutiert. Vorläufige Untersuchungen zeigen, daß diese weder zu *Spilopera* noch zu *Pareclipsis* gestellt werden können.

Schriften

Bryk, F. (1949): Zur Kenntnis der Gross-Schmetterlinge von Korea. Pars II. — Ark. Zool. 41 (A) 1: 1—225, Taf. 1—7.

Butler, A. G. (1878): Illustrations of Typical Specimens of Lepidoptera Heterocera in the Collection of the British Museum. Part 2. — London, p. i—x, 1—62, pls. 21—40.

— (1879): Descriptions of new species of Lepidoptera from Japan. — Ann. Mag. nat. Hist. (5) 4: 249—374.

Hampson, G. F. (1895): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Moths 3. — London, p. i—xxviii, 1—546.

Inoue, (1950): Geometridae. — In Iconographia Insectorum Japonicum. — Hokuryukan, Tokyo.

— (1956): Check list of the Lepidoptera of Japan. Part 3, Geometridae, 219—364. — Rikusuisha, Tokyo.

— (1957): In Esaki, T. et al., Icones Heterocerorum Japonicorum in Coloribus naturalibus. Vol. 1. — Osaka, 319 p., 64 pls.

— (1977): Catalogue of the Geometridae of Japan (Lepidoptera). — Bull. Fac. domest. Sci. Otsuma Wom. Univ. 13: 227—346.

Inoue, H. et al. (1982): Moths of Japan. Vol. 1, 967 p.; Vol. 2, 553 p., 392 pls. — Kodansha, Tokyo.

Matsumura, S. (1905): Catalogus Insectorum Japonicum 1 (Lepidoptera). — Tokyo, 307 p.

— (1925): An Enumeration of the Butterflies and Moths of Saghalien, with Descriptions of new Species and Subspecies. — J. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 15: 83—196, pls. 8—11.

Prout, L. B. (1915): Geometridae. — In Seitz, Gross-Schmetterlinge der Erde, 4: 1—479, Taf. 1—25.

Warren, W. (1893): On new Genera and Species of Moths of the Family Geometridae from India. — Proc. zool. Soc. Lond. 1893: 341—431, pls 30—32.

— (1894): New Genera and Species of Geometridae. — Novit. zool. 1: 366—466.

Wehrli, E. (1937): Einige neue Untergattungen, Arten und Unterarten. — Ent. Z., Frankf. a. M. 51: 117—120.

— (1939—54): Geometrinae. — In Seitz, Gross-Schmetterlinge der Erde. 4 (Suppl.): 254—722.

Dr. Dieter Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 361—374	Bonn, November 1987

Karl Heinz Lüling (1913—1984) und seine Veröffentlichungen

In einem Gespräch bemerkte Karl Heinz Lüling einmal beiläufig: „An mir ist ein Schriftsteller verlorengegangen". Mit dieser mehr scherzhaft gemeinten Aussage hatte er doch gewissermaßen recht: Er publizierte viel.

So soll dieser Aufsatz eher ein Schriftenverzeichnis und eine Würdigung seiner Person denn ein Nachruf im eigentlichen Sinne sein. Seit seinem Tode sind nun schon einige Jahre verstrichen. Ein nicht unwesentlicher Grund für diese Verzögerung ist, daß die Liste seiner Veröffentlichungen möglichst vollständig werden sollte. Hier und da erschienen jedoch immer noch posthum Aufsätze in verschiedenen Zeitschriften. Obgleich ich mir nicht sicher bin, ob nicht selbst jetzt noch in einer der verschiedenen Aquarien-Zeitschriften eines Tages weiteres aus seiner Feder irgendwo auftaucht, dürfte die Publikationsliste im wesentlichen vollständig sein. Dieses ist vor allem dem Umstand zu verdanken, daß mir Lüling zu Lebzeiten selber eine Auflistung seiner Arbeiten übergab. Einen weiteren Vorteil hat das lange Hinzögern insofern, als der Eindruck seiner letzten Monate und Wochen, in denen er kaum mehr ein Schatten seiner selbst war, in der Erinnerung inzwischen verblaßt ist und sich im Andenken seiner wieder mehr der durchgesetzt hat, der er eigentlich war. Karl Heinz Lüling als derjenige, der mit dem ihm eigenen Eifer seine Forschungsreisen hier am Museum vorbereitete oder auswertete und viel schrieb. Letzteres verstand er vor allem in den zahlreichen „populärwissenschaftlichen Aufsätzen" in einem ansprechenden Stil zu bewerkstelligen. Auch im persönlichen Umgang hatte er die Gabe, seine Mitarbeiter mit sehr bildlich und humorvoll dargestellten Anekdoten zu interessieren und auch für allgemeine Erheiterung zu sorgen.

Es gelang ihm mit seinem ihm eigenen Charme, alle möglichen Leute für seine Arbeiten einzuspannen, sei es im Feld auf seinen zahlreichen Südamerika-Reisen oder auch unter seinen Kollegen. Das Verhältnis zwischen ihm und mir als seinem Nachfolger war nicht immer frei von Spannungen. Wenn diese sich dann zu einem Gewitter zusammenbrauten, konnte er zornig werden. Seine Mitarbeiter kannten ihn auch von dieser Seite. Sein Ärger aber verrauchte im allgemeinen schnell auf dem Weg seiner zahlreichen Geschichten, oder er sagte in seiner total entwaffnenden Weise: „Was Karl Heinz Lüling sagt, das brauchen Sie doch nicht so ernst zu nehmen". Dieses sind Erinnerungen, wie sie sich mir aufdrängen, der ich ihn erst seit 1978 kannte, als er bereits verwitwet war. Wie er selbst zugab, hat er den Verlust seiner Frau nie so ganz verwunden; Kollegen, die ihn bereits viel früher kannten, haben ihn in einer anderen Lebensphase erlebt und mir Verschiedenes erzählt. Mancher wird seine Persönlichkeit darum vielleicht in einem ganz anderen Licht sehen als hier geschildert. Über die Stationen seines Lebens berichtete ich in einem Aufsatz zu seinem 70. Geburtstag (siehe Bonn. zool. Beitr. 34 (4): 417—418).

Dort sind auch die Schwerpunkte seines Wirkens angedeutet, so daß hier die Angaben über die wissenschaftliche Bedeutung seiner Arbeit nicht wiederholt zu werden brauchen.

Die folgende Liste soll einen Eindruck über sein Schaffen vermitteln und auch interessierten Ichthyologen sowie Aquarianern den Zugang zu seinen Veröffentlichungen erleichtern.

Bis zum Schluß war er bestrebt, alle seine Forschungsergebnisse zu Papier zu bringen. Eines Tages im Krankenbett sagte er: „Und nun bin ich damit fertig", mit einer Bedeutung, die klar herauszuhören war. Einige Tage darauf verstarb er am 15. November 1984, kurz vor Vollendung seines 71. Lebensjahres.

Schriftenverzeichnis K. H. Lüling

Die Zusammenstellung dieser Liste wurde ermöglicht durch die Hilfe von Frau Ursula Bott (Museum Koenig) und Herrn Hermann Lorenz (daselbst) aufgrund einer von K. H. Lüling selbst erstellten Rohfassung:

1940

Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Priapuliden. (Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie dieser Tiere). — Z. wiss. Zool. 153: 136—180.

1942

Über eine neue Coccidie im Darm der Priapuliden: *Priapulus caudatus* (Lam.) und *Halicryptus spinulosus* (v. Sieb.). — Arch. Protistenk. 96: 39—74.

1948

Seltene Fische auf dem Fischmarkt. — Die Fischwoche 3 (21).

1949

„Nach Kriegsschluß wurde der Welt größtes Schauaquarium wieder eröffnet . . .". — Aquar. Terrar. Z. 2 (1): 14.

Arbeitsmethoden der Netzforschung. — Z. Naturf. 4b (1).

1950

Thunfischanlandungen am Hamburger Fischmarkt in der Schleppnetz-Heringssaison 1949. — Fischereiwelt 2 (4): 57—59.

Der Rotbarsch, unser „jüngster" Massenfisch. — Fischereiwelt 2 (6).

Gewinnung und Nutzung von Meeresalgen. — Fischereiwelt 2 (7).

Über Rotbarsch-Verwandte. — Fischereiwelt 2 (7).

Der marine Krebsfang Australiens in den Jahren 1944—48. — Fischereiwelt 2 (7).

Vom Hummer und von der Languste. — Fischereiwelt 2 (9).

Gütebestimmungen und Einfluß der Ernährung auf die Qualität. — Fischereiwelt 2 (10).

Warum gerade Aquariumpflege? — Aquar. Terrar. Z. 3 (2): 23—25.

Von der Keimscheibe zur jungen Forelle. — Allg. Fischerei-Zeitung 75 (19): 469—470.

Zwittrigkeit bei Fischen und über einen besonderen Fall von Zwittrigkeit bei einem Elbstint. — Allg. Fischerei-Zeitung 75 (24).

1951

Wie geht die Befruchtung beim Rotbarsch vor sich? — Fischereiwelt 3 (2).

Die Thunfischanlandungen in der Schleppnetz-Heringssaison 1949 und 1950. — Fischereiwelt 3 (6): 90—92.

Rotbarsche fressen Rogen von geschlachteten Fischen. — Fischereiwelt 3 (8): 132—133.

Geschlechterzusammensetzung und Reifegrad bei Rotbarschmännchen. — Fischereiwelt 3 (8): 133—134.

„Langustenschwänze" und Unterscheidung der Geschlechter. — Fischereiwelt 3 (9): 148—149.

Sehr kleine Thunfische in der Nordsee. — Fischereiwelt 3 (11).

Ein sehr erfolgreicher Fang von Kaisergranat auf dem Silber Pit. — Fischereiwelt 3 (11).

Sind frischbefruchtete Fischeier in jedem Fall wirklich so empfindlich? — Aquar. Terrar. Z. 4 (2): 54—55.

Einige Bemerkungen über Fischbastarde, besonders über die Tigerforelle. — Aquar. Terrar. Z. 4 (6): 163.

Karl Heinz Lüling im Feld auf einer seiner zahlreichen Expeditionen. Das Bild zeigt ihn auf dem Dach einer „Lancha"; an der Angel ein soeben gefangener Wels der Gattung *Pseudodoras*. Es entstand auf dem Río Itaya bei Iquitos, Peru, im Juli 1974.

Über die Entwicklung in Fischeiern und Fischlarven. — Aquar. Terrar. Z. 4 (11): 292—293 u. 4 (12): 317—320.

Die Tigerforelle. — Allg. Fischereizeitung 76 (7).

Ein Fischereiprodukt mit falscher Handelsbezeichnung. — Allg. Fischwirtschaftszeitung 3 (8/9).

Neuere Untersuchungen über die Parasiten des Rotbarsches: *Sebastes marinus* (L.). — Z. Parasitenk. 15: 8—24.

Zur intraovarialen Entwicklung und Embryologie des Rotbarsches (*Sebastes marinus* L.). — Zool. Jb. 71 (2): 146—192.

Die Kennkarten unserer Fische. — Wild und Hund 54 (14): 270—272.

Der Sportfischer, Mittler zwischen Fischwasser, Laboratorium und Forschungsinstitut. — Der Kescher 1 (3): 57—59.

1952

Thunfischbeobachtungen und Thunfischfang. — Fischereiwelt 4 (2): 10—12.

Die Nordische Garnele. — Fischereiwelt 4 (3): 40—42.

Die Thunfischanlandungen in der Herings-Saison 1951. — Fischereiwelt 4 (3): 42—43.

Ein zwittriger Pilchard. — Fischereiwelt 4 (3): 46.

Wissenswertes über den Kaisergranat. — Fischereiwelt 4 (4).

Schädliche Krebsparasiten beim Kabeljau. — Fischereiwelt 4 (6).

Parasiten in und am Rotbarsch. — Fischereiwelt 4 (7): 104—105.

Kaisergranat in der Kutterfischerei 1931—1951. — Fischereiwelt 4 (11).

Über die Leistungsfähigkeit des Fischauges. — Der Kescher 2 (2): 205—211.

Über das Angeln auf den Großen oder Roten Thun in der Nordsee. — Der Kescher 2 (5): 280—283.

Der Angelfang auf Thunfisch in der Nordsee. — Allg. Fischereizeitung 77 (13): 161—162.

Eine Bachforelle mit der äußeren Form eines Karpfens. — Allg. Fischereizeitung 77 (14).

Ein zäher Bursche. — Die Fischwaid 7 (7): 156—159.

Die Erreger der Knötchen-, Beulen- und Drehkrankheiten unserer Fische. — Österreichs Fischerei 5: 1—14.

Fischbastarde. — Wild und Hund 55 (2).

Das Fortpflanzungsgeschäft des lebendgebärenden Rotbarsches. — Naturwiss. Rdsch. Stuttg. 5 (8): 328—332.

Fische, die in Schwämmen „brüten". — Orion 7 (A): 563—565.

Von unserer Nachtigall. — Die gefiederte Welt 5: 69—71.

1953

Thunfischanlandungen 1952. — Fischereiwelt 5 (6).

Über das Sehen jugendlicher *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes. — Aquar. Terrar. Z. 6 (3): 62—63.

Kleine Exemplare von *Scatophagus argus* als Aufwuchs-, speziell Vorticellidenfresser. — Aquar. Terrar. Z. 6 (5): 118—119.

Die Heimat und die Entdeckung unseres Blindfisches *Anoptichthys jordani.* — Aquar. Terrar. Z. 6 (12): 314—318.

Auf Thunfischfang in der Nordsee. — Nordsee-Illustrierte 4 (9).

Fischfang bei fremden Völkern — Die Koli-Fischer von Bombay. — Nordsee-Illustrierte 4 (10).

Der Fischbesatz und das Zusammenleben verschiedener Fischarten in unseren Wildgewässern. — Der Kescher 3 (4): 82—85.

Kaisergranat in der dänischen und schwedischen Fischerei 1931—1951. — Fischereiwelt 5 (1).

Schmarotzende Ruderfußkrebse. — Die Neue Brehmbücherei 99: 60 S. (A. Ziemsen) Wittenberg-Lutherstadt.

Über die fortschreitende Augendegeneration des *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). — Zool. Anz. 151 (11/12): 289—299.

Gewebeschäden durch parasitäre Copepoden, besonders durch *Elytrophora brachyptera* (Gerstaecker). — Z. Parasitenk. 16: 84—92.

1954

Fischerei an Javas Küsten. — Nordsee-Illustrierte 5 (4).

Der König der Krebse — Rund um den Hummerfang. — Nordsee-Illustrierte 5 (7).

Fischfelder auf den Lofoten. — Nordsee-Illustrierte 5 (8): 4—5.

Helgoland, „Brennpunkt" des Vogelzuges. — Nordsee-Illustrierte 5 (11).

Fischfang am Victoriasee (Ostafrika). — Nordsee-Illustrierte 5 (11).

Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). I. Einige Beobachtungen über das Verhalten des Blindfisches *Anoptichthys jordani* beim Laichen. — Naturwiss. Rdsch. Stuttg. 5: 197—203.

Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). II. Beobachtungen und Experimente an *Anoptichthys jordani* zur Prüfung der Einstellung zum Futter, zum Licht und zur Wasserturbulenz. — Zool. Jb. 65 (1): 10—42.

Über die Lebensweise des „Point-Loma-Blindfisches" (*Typhlogobius californiensis*) und seiner Verwandten. — Forschungen und Fortschritte 28 (9): 265—268.

Fischhochzeit, Mond und Gezeiten. — Orion 9 (5/6).

Fische — lebend eingefroren. — Orion 9 (21/22): 891.

Qualitätsminderung beim Hummer. — Fischereiwelt 6 (2).

Über den Kaisergranat in der Adria. — Fischereiwelt 6 (10): 239—240.

1955

Die Geschichte vom Schützenfisch. — Orion 10 (7/8): 274—279.

Über Artunterschiede bei juvenilen und halberwachsenen südmalayischen Schützenfischen: *Toxotes jaculatrix* (Pallas, 1766) und *Toxotes chatareus* (Hamilton, 1882) nebst einem Hinweis auf das „Pigment-Zwischenkleid" eines fast geschlechtsreifen siamesischen *Toxotes chatareus.* — Bonn. zool. Beitr. 6 (1/2): 111—117.

Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). III. Vergleichend anatomisch-histologische Studien an den Augen des *Anoptichthys jordani.* — Zool. Jb. 74 (3): 402—476.

Zur Augenreduktion des aus mexikanischen Höhlen stammenden blinden Salmlers *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes. — Photographie Forsch. 6 (5): 138—144.

Altersuntersuchungen an den Schuppen und Gleichgewichtssteinchen der Fische. — Der Kescher 5 (1): 6—11.

Schützenfische (Toxotidae). — Aquar. Terrar. Z. 8 (7): 178—184.

Artisten der Angelrute — Japanische Skipjackfischer. — Nordsee-Illustrierte 6 (11).

1956

Über das Leuchtvermögen juveniler *Toxotes jaculatrix* (Pallas). — Bonn. zool. Beitr. 7 (1/3): 58—58a.

Über Altersuntersuchungen an Schuppen und Gleichgewichtssteinchen der Fische. — Aquar. Terrar. Z. 9 (1): 10—14.

Wir präparieren Seestern, Seeigel und Seegurke. — Aquar. Terrar. Z. 9 (7): 183—187.

Der seltsamste Angeltrick der Welt: Künstlicher Regen blendet die Fische. — Neue Illustrierte 11 (27).

Der Heringshai aus Gips. — Nordsee-Illustrierte 7 (11).

1957

Eindrücke von einem Besuch der Aquarienabteilung des Ozeanographischen Museums in Monaco. — Aquar. Terrar. 4 (5): 146—148.

Caecobarbus geertsi Boulenger — Seine Entdeckung, Verbreitung und Lebensweise — und nochmals *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes. — Aquar. Terrar. Z. 10 (6): 145—150.

1958

Über die Atmung, amphibische Lebensweise und Futteraufnahme von *Synbranchus marmoratus* (Pisces, Synbranchidae). — Bonn. zool. Beitr. 9 (1): 68—94.

Vergangenheit steigt aus dem Meer — Naturwiss. Rdsch. Stuttg. 11 (7).

Artisten der Angelrute. — Orion 13 (4): 286—288.

Über den „Fischdruck" japanischer Sportangler. — Orion 13 (12): 961—969.

Zufallsbeobachtungen an *Tetraodon somphongsi* Klausewitz und *Gyrinocheilus aymonieri* (Tirant). — Aquar. Terrar. Z. 11 (1): 11—15.

Ein interessanter Zug des Benehmens von *Periophthalmus barbarus* bei fallendem Wasserspiegel. — Aquar. Terrar. Z. 11 (6): 172—174.

Über die Geschlechter und sekundären Geschlechtsmerkmale bei *Nephrops norvegicus* Linnaeus (Decapoda reptantia, Nephropsidae). — Z. Fisch. 7 (7/8): 517—548.

Morphologisch-anatomische und histologische Untersuchungen am Auge des Schützenfisches *Toxotes jaculatrix* (Pallas 1766) (Toxotidae), nebst Bemerkungen zum Spuckgehaben. — Z. Morph. Ökol. Tiere 47: 529—610.

1959

Einige Notizen über die afrikanischen Lungenfische. — Aquar. Terrar. Z. 12 (1): 12—16 u. (2): 44—48.

Coleps hirtus und *Costia necatrix*. Aquar. Terrar. Z. 12 (6): 179—181.

Beobachtungen am Kurzschwanzaal *Synbranchus marmoratus* Bloch. (Auszug aus einer größeren wissenschaftlichen Arbeit). — Aquar. Terrar. Z. 12 (11): 334—338.

Balantiocheilus melanopterus (Becker 1851). — Aquar. Terrar. 6 (6): 162—163.

1961

Süßwasserrochen, Knochenzüngler-Fische und Piranhas im Rio Pacaya im Inneren Perus. — Urania 24 (8): 309—313.

Über den Pasamayo in die Lomas (Nebeloasen) von Lachay. — Olympia Rdsch. 20 (5/6): 10—11.

Untersuchungen an Lungenfischen, insbesondere an afrikanischen Protopteriden. — Bonn. zool. Beitr. 12 (1/2): 87—112.

Fischbeobachtungen am Rande eines Schwarzwasserflusses im peruanischen Amazonasdistrikt. — Aquar. Terrar. 8 (11): 327—335.

Fische und andere Tiere aus dem „Oriente" Perus. — Aquar. Terrar. Z. 14 (5): 1—20.

1962

Einige Beobachtungen über *Datnioides quadrifasciatus* (Pisces, Lobotidae). — Zool. Gart. 26 (3/6): 243—249.

Mit Wurfnetz, Harpune und dreizinkigem Speer am Amazonas und unteren Ucayali. — Atlantis 9: 515—522 (und Südamerika: 4 (1/2): 13—21).

Von Lima nach Iquitos am Amazonas. — Südamerika 13 (1/2): 41—48.

Fang eines Riesen-Pfeiffrosches am Rio Pacaya. — Aquar. Terrar. 9 (10): 320—321.

Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes (Characidae). IV. Bemerkungen zur Ökologie und Tiergeographie. — Bonn. zool. Beitr. 13 (1/3): 139—145.

Zur Ökologie von *Pterolebias peruensis* Myers, 1954 (Pisces, Cyprinodontidae) am See Quisto Cocha (Amazonia peruana). — Bonn. zool. Beitr. 13 (4): 353—359.

Eine Königsschlange *Boa constrictor* wird geboren und wächst heran. — Trop. Fische 2 (8): 348—353.

Platydoras costatus. — Trop. Fische 2 (8): 378—382.

1963

Deutsche Ausgabe von „J. R. Norman: A History of Fishes" unter dem Titel „Die Fische — eine Naturgeschichte", 158 S. (P. Parey), Hamburg u. Berlin.

The Archer Fish. — Scient. Am. 209 (1): 100—108.

Die Quisto Cocha und ihre häufigen Fische. — Beitr. neotrop. Fauna 3 (1): 34-56.

In den Nebeloasen von Lachay. — Kosmos 59 (8): 321—327.

Podocnemis unifilis und *Podocnemis expansa*. — Aquar. Terrar. 10 (3): 87—92.

Ist *Pterolebias peruensis* wirklich ein echter „Saisonfisch"? — Aquar. Terrar. Z. 16 (11): 330—334.

1964

Der Schützenfisch *Toxotes jaculatrix* und sein Benehmen. — Věst. Čsl. zool. Spol. 3: 250—260.

Über die Atmung des *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Pisces, Erythrinidae). — Bonn. zool. Beitr. 15 (1/2): 90—102.

Über den Freßakt der Boaschlangen. — Aquar. Terrar. 11 (1): 16—49.

Datnioides quadrifasciatus und *Datnioides microlepis* (Lobotidae). — Aquar. Terrar. Z. 17 (3): 74—78.

Vogelbeobachtungen am peruanischen Amazonas und Ucayali. — Nat. u. Mus. 94 (10): 392—407.

Die magischen Lichter vom Rio Pacaya. — Kosmos 60 (5): 257—261.

Zur Biologie und Ökologie von *Arapaima gigas* (Pisces, Osteoglossidae). — Z. Morph. Ökol. Tiere 54: 436—530.

1965

Jagd auf Fischriesen und Fischzwerge. — Aquar. Terrar. 12 (5): 154—161.

Wie spuckt ein Schützenfisch? — Aquar. Terrar. 12 (8): 256—265.

Buntgefiederte, die ich mitbrachte — und nicht mitzubringen wagte. — Mag. Tierfr. 4: 14.

Improvisierter Tierfang und Tiertransport vom Amazonas. — Mag. Tierfr. 6.

The Small Sole, *Achirus fasciatus*. — Trop. Fish Hobby. 5: 74—80.

Vogelbeobachtungen auf dem peruanischen Amazonas und Ucayali. — Südamerika 15: 34—50.

Jungtiere des größten Süßwasserfisches der Erde zum ersten Mal lebend in Europa. — Zool. Gart. 31 (6): 295—303.

S kamerou na hadu u peruánské Amazonky. (Mit der Kamera auf Schlangenjagd am peruanischen Amazonas). — Ziva Roc. 13 (2): 69—72.

Im peruanischen Urwald. — Bayr. Rundf. 212/213.

1966

Fische mit Lungen. — Neptun 6 (3): 80—83.

Ein seltsamer Fisch aus dem Amazonasgebiet. — Aquar. Terrar. 13 (8): 256—259.

Achirus fasciatus, die Zwergflunder aus Florida. — Aquar. Terrar. 13 (12): 400—401.

Das Auge des Flösselhechtes, *Polypterus ornatipinnis*, als Beispiel für ein typisches Dämmerungsauge eines Fisches. — Aquar. Terrar. Z. 19 (4): 105—108.

More about the Rainbow Arowana, *Osteoglossum bicirrhosum*. — Trop. Fish Hobby. April: 38—46.

1967

Ein Tag am See Quisto Cocha und Rio Itaya in Amazonien. — Die Waage 6 (3): 111—118.

Miraflores — Blütenmeer am südamerikanischen Pazifik. — Der Garten als Jungborn 17 (10): 156-157.

1968

Fische, die ich vom Amazonas mitbrachte. — Bunte Tierwelt 4 (1): 12—13.

Buntgefiederte aus Südamerika. — Bunte Tierwelt 4 (3): 44.

Genügsame Schildkröten und Amphibien vom Amazonas. — Bunte Tierwelt 4 (7): 108—109.

Schlangenjagd am peruanischen Amazonas mit der Kamera. — Bunte Tierwelt 4 (11): 76—77.

Die Nahrung wächst ihnen fast ins Maul. — Bunte Tierwelt 4 (11): 172.

Zusammentreffen mit *Dianemea longibarbis* in Ostperu. — Aqua-Terra 5 (4): 25—28.

Arapaima, Giant Fish of Amazonas. — Animals 9: 222—225.

Blüten im dunkelgrünen Meer des Amazonaswaldes. — Der Garten als Jungborn 18 (10).

Blüten an staubtrockenen Berghängen. — Der Garten als Jungborn 18 (10).

1969

Noch einmal kurz: der Smaragd-Panzerwels *Brochis coeruleus*. — Aqua-Terra 6 (1): 9—11.

Raubsalmler (außer Serrasalminae). — Aqua-Terra 6 (2): 13—21.

Auf Fischfang in den Urwäldern am Rio Chapare und Rio Chipiriri in Ostbolivien. Aqua-Terra 6 (5/6/7): 56—81.

Am Fundort des *Apistogramma ramirezi* in Bolivien. — Das Aquarium 3 (16): 114—117.

Überraschende Geburt von Riesenschlangen. — Das Aquarium 3 (17): 177—178.

Paiche oder Pirarucú (*Arapaima gigas*) in Großaquarien. — Das Aquarium 3 (18): 197—200.

Die Rotschwanzsalmler. — Tetra Inf. 3 (7): 3.

Die Peru-Bolivien-Expedition Dr. K. H. Lüling. — Tetra Inf. 3 (7): 5.

Der Pirarucú in europäischen Schauaquarien. — Tetra Inf. 3 (8): 5—6.

Das Laichverhalten der Vertreter der Familie Osteoglossidae (Versuch einer Übersicht). — Bonn. zool. Beitr. 20 (1/3): 228—242.

Das Beutespucken vom Schützenfisch *Toxotes jaculatrix* und Zwergfadenfisch *Colisa lalia.* — Bonn. zool. Beitr. 20 (4): 416—422.

Seltsame Fischwelt in Amazonien. — Nat. u. Mus. 99 (12): 571—579.

Auf den Spuren des Guacharo-Höhlenvogels. — Gefiederte Welt 93 (12): 237—239.

Hunting for Giant Fish and Dwarf Fish in the Peruvian Part of the Amazon River and at the Lower Ucayali. — Trop. Fish Hobby. 18: 16—65.

Fang bunter Fische im südamerikanischen Urwald. — Bunte Tierwelt 5 (2): 20—21.

Angelrekord von Welsen im fernen Amazonien. — Angelkurier 25: 4—5 u. 14.

Auf zoologischen Spuren Alexander von Humboldts. Zum 200jährigen Geburtstag des großen Naturforschers am 14. Sept. 1969. — Die Waage 3 (8): 137—145.

Colisa lalia als Schütze. — Tetra Inf. 3 (7): 7. (Vierke, J. & K. H. Lüling).

1970

Fischbeobachtungen am Rio Huallaga bei Tingo Maria in Peru; I, II, III, IV. — Das Aquarium 4 (19): 228—231, (20): 272—274, (21): 313—315, (22): 356.

Fishes of the Amazon Headwaters. — Animals 13 (2): 70—71.

The Mussum, *Synbranchus marmoratus.* — Trop. Fish Hobby. 19: 83—90.

Fischparadies Yarina Cocha bei Pucallpa in Ostperu. — Aquar. Terrar. 17 (1): 8—9, (2): 43—45.

Auch Stärlinge bauen Beutelnester. — Bunte Tierwelt 6 (10): 150—151.

1971

Die Indio Yagua in Ostperu. — Die Waage 10 (5): 222—224.

Streifzüge durch die Provinz Buenos Aires und Nordpatagonien. — Die Waage 10 (5): 225—230.

Fischparadies mittlerer Ucayali in Ostperu. — Aquar. Terrar. (Ausg. B) 18 (3): 76—77, (4): 124—125, (5): 160—161.

Viel besser als ihr Ruf. Über das Beutemachen bei Riesenschlangen. — Bunte Tierwelt 7 (7): 106—107.

Meine Teju-Echse *Tupinambis nigropunctatus.* — Bunte Tierwelt 7 (10): 155—157.

Der amazonische Riesenfisch *Arapaima gigas* in Aquarienabteilungen der Zoologischen Gärten Europas. — Zool. Gart. 40 (4/5): 179—186.

Aequidens vittata (Heckel) und andere Fische des Rio Huallaga im Übergangsbereich zur Hylaea. — Zool. Beitr. 17 (2/3): 193—226.

Der Riesenfisch *Arapaima gigas* in den Flüssen und Seen Amazoniens. — Nat. u. Mus. 101 (9): 373—386.

Der Färberfrosch *Phyllobates bicolor.* — Tetra Inf. 6 (15): 13.

Der Färberfrosch *Phyllobates bicolor* Bibron der Cordillera Azul (Peru). — Bonn. zool. Beitr. 22 (1/2): 161—174.

Ökologische Beobachtungen und Untersuchungen am Biotop des *Rivulus beniensis* (Pisces, Cyprinodontidae). — Beitr. Neotrop. Fauna 6 (3): 163—193.

Lungenfische. — Aqua-Terra 8 (3/4): 32—38.

Arapaima. — Wissenschaft u. Leben: 122—124. (Moskau).

1972

In the country of the Argentine pearlfishes. — Trop. Fish Hobby. 10: 22—26.

The Ten-Spot Livebearer, *Cnesterodon decemmaculatus.* — Trop. Fish Hobby. 20: 18—23.

Auf der blauen Kordillere lebt der rot-schwarze Färberfrosch. — Das Aquarium 6 (33): 774—775.

Ichthyologische Kostbarkeit *Hemisorubim platyrhynchus* aus Westamazonien. — Das Aquarium 6 (37): 898—899.

Ein drittes Mal: Der Panzerkopfwels *Phractocephalus hemiliopterus.* — Tetra Inf. 6 (17): 9.

Der Wolfsalmler. — Tetra Inf. 6 (17): 10.

Aequidens rivulatus. — Tetra Inf. 6 (19): 2—3.

Dr. Lüling über weitere Flugfische des Amazonasgebietes. — Tetra Inf. 6 (20): 3.

Über das Sandpusten beim Schützenfisch. — Tetra Inf. 6 (20): 13.

Drei „lebende Fossilien" aus Südamerika. — Bunte Tierwelt 8 (4): 51—53.

Ein Schlangenerlebnis in Iquitos. — Bunte Tierwelt 8 (11).

Cnesterodon decemmaculatus (Pisces, Poeciliinae) und seine Begleitfische in der Provinz Buenos Aires, Argentinien. — Bonn. zool. Beitr. 23 (2): 152—160.

Der größte Süßwasserfisch. — Schweiz. Fischerei 80 (12): 16—19.

Der Zahnkärpfling *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) in der Provinz Buenos Aires, Argentinien. — Aqua-Terra 9 (12): 117—121.

Colisa lalia (Anabantidae) Beutespucken. — Encyclopaedia Cinematographica E 1674/1972: 3—9.

Über einige südamerikanische Großwelse für Schauaquarien. — Zool. Gart. 42 (5/6): 240—247.

1973

Galapagos. Als Zoologe auf den verwunschenen Inseln des Galapagos-Archipels. Fortsetzungsreihe: Im Paradies der Drachen. — Bunte Tierwelt 9 (1—3, 7 u. 8).

Die Heimat der Neon- und Beilbauchfische. — Bunte Tierwelt 9 (4).

Nicht schön aber selten ist der Lurch *Typhlonectes compressicauda.* — Das Aquarium 7 (43): 18—19.

Zum Thema „Parasitische Asseln". — Das Aquarium 7 (44): 67.

Über die Heimat des Königs der Buntbarsche, *Symphysodon discus.* — Das Aquarium 7 (49): 271—274.

Der Lebensraum von *Cynolebias bellottii* und *Cynolebias elongatus* in der Provinz Buenos Aires (Argentinien) I u. II. — Das Aquarium 7 (50): 311—313, (52): 394—396.

Über den Freßakt der Boiden I u. II. — Das Aquarium 7 (51): 368—370, (53): 456—458.

Meine Teju-Echsen. — Aquar. Terrar. 20 (2): 44—47.

Die Laguna de Vegueta an der Küste Mittelperus und ihre Fische, insbesondere *Aequidens rivulatus* (Guenther 1859). — Zool. Beitr. 19 (1): 93—108.

Südamerikanische Fische und ihr Lebensraum, 84 S. (Pfriem), Wuppertal-Elberfeld.

Arapaima, der größte Fisch des Amazonas. — Natur 6: 87—91, Moskau.

Arapaima gigas (Osteoglossidae). Beutefang. — Encycl. Cinemat. E 1692.

Osteoglossum bicirrhosum (Osteoglossidae). Nahrungsaufnahme vom Boden. — Encycl. Cinemat. E 1693.

Arapaima gigas (Osteoglossidae). Atmen atmosphärischer Luft. — Encycl. Cinemat. E. 1855.

1974

An den Heimatgewässern des Diskusfisches in Südamerika. — Bunte Tierwelt 10 (3): 38—40.

Der Waldkauz. — Bunte Tierwelt 10 (5).

Lungenfische. — Bunte Tierwelt 10 (8): 118—119.

Die Anakonda und der Grüne Hundskopfschlinger. — Bunte Tierwelt 10 (11): 167—168.

Neue Nachrichten über den fast unbekannten Lurch *Typhlonectes compressicauda.* — Das Aquarium 8 (60): 270—271.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1970/71. Der Rio Magé-Roncador und seine charakteristischen Fische von der Einmündung in die Bucht von Rio de Janeiro nebst einer kurzen Notiz über einen Bach im Orgelgebirge (Südostbrasilien). — Zool. Anz. 193 (3/4): 193—205.

Nahrungs- und Luftaufnahme bei den südamerikanischen Großfischen Pirarucú oder Paiche und Arahuana. — Nat. u. Mus. 104 (12): 25—28.

Ohrgitterwelse der Gattung *Otocinclus* kommen über den Wasserspiegel. — Aquar. Terrar. 21 (9): 301—302.

Comunicación sobre el anfibio *Typhlonectes compressicauda* de Yarina Cocha. — Rev. Cienc. Univ. Nacion. Mayor San Marcos (Lima) 61 (1): 71—72.

Dipnoi. — Encycl. Brit. Inc. Ausg. 1974.

1975

Lungenfische sind interessante Pfleglinge. — Das Aquarium 9 (75): 378—380.

Drei Welse der Gattung *Pimelodus* aus dem peruanischen Amazonas. — Das Aquarium 9 (77): 476—478.

Hühnerfresser und Silberspitznatter. — Bunte Tierwelt 11 (6): 87—88.

Vom Atlantik zum Pazifik. — Bunte Tierwelt 11 (11): 163—164.

„Heuaufgüsse" im Großformat. Biotop und Ablaichverhalten des *Cynolebias elongatus.* — Aquar. Mag. 9 (4): 164—168.

„Wasserhyänen": Piranhas. — Aquar. Mag. 9 (7): 308.

Rivulus beniensis aus Tingo Maria. — Aquar. Mag. 9 (11): 444—446.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling, 1972. Weitere ökologische Beobachtungen am Biotop des *Rivulus beniensis* (Pisces, Cyprinodontidae) bei Tingo Maria (Peru). — Stud. Neotrop. Fauna Env. 10: 145—152.

Ichthyologische und gewässerkundliche Untersuchungen und Beobachtungen an der Yarina Cocha, in der Umgebung von Pucallpa und am Rio Pacaya (mittlerer und unterer Ucayali, Ostperu). — Zool. Beitr. 21 (1): 29—96.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1970/71. Die Krötenkopfschildkröte *Phrynops geoffroanus hilarii* in ihrem Lebensraum am mittleren Rio Paraná in der Nähe der argentinischen Stadt Santa Fé — Beobachtungen zur Niedrigwasserzeit. — Zool. Anz. 195 (3/4): 171—185.

Fänge von jungen Panzerkopfwelsen, *Phractocephalus hemiliopterus,* in Ostperu für den Zierfisch-Export. — Zool. Gart. 45 (4/6): 518—519.

Nochmals *Cynolebias bellottii.* — Aquar. Terrar. 22 (9): 318.

Einiges zur Wiederentdeckung des Gelbschwanz-Wollaffen (*Lagothrix flavicauda*). — Zeitschr. Kölner Zoo 18 (4): 142—143.

Eine Sendung bizarrer Welse aus dem lehmtrüben Weißwasser des Amazonas bei Iquitos (Ostperu). — Tetra Inf. 9 (31): 24—25.

1976

Der untere Jaguaripe vor der Mündung in den Atlantik (Gezeitenzone) und seine charakteristischen Fische (Salvador — Bahia, Ostbrasilien). — Zool. Anz. 197 (5/6): 335—355.

Eine Seltenheit aus Ostperu ist *Aequidens flavilabris.* — Das Aquarium 10 (81): 115—116.

Meine Schwarzkopf- und Weißbauchpapageien aus Ostperu. — Bunte Tierwelt 12 (3).

Aequidens flavilabris (Cope, 1870). — DCG-Inf. 7 (6): 105. (Lüling, K. H. & P. Schoenen).

1977

Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition 1970 und des Forschungsaufenthaltes Dr. K. H. Lüling in Argentinien 1975: Über einige argentinische *Cynolebias*-Arten in der Provinz Buenos Aires (Pisces, Cyprinodontidae) und ihr Biotop. — Zool. Anz. 198 (3/4): 149—166.

Paraná-Kröte, *Bufo paracnemis*, aus Nordargentinien. — Das Aquarium 11 (91): 39—40.

Fische der Gezeitenzone in Ostbrasilien. — Das Aquarium 11 (99): 374—377.

Zierfische vom Rio Paraná. — Aquar. Mag. 11 (6): 238—242.

„Wächter"-Fische. — Aquar. Mag. 11 (7): 307.

Der Guppy als Asket. — Aquar. Mag. 11 (8): 340—341.

Die Knochenzüngler-Fische (Nachtrag). — Die Neue Brehm-Bücherei 522, 104 S. (A. Ziemsen), Wittenberg-Lutherstadt.

Die Paraná-Kröte. — Bunte Tierwelt 13 (8): 151—152.

1978

Drei Aquarianer und *Cynolebias*-Spezialisten aus Argentinien. — DKG-Journal 10 (7): 113—116.

Die Wiederentdeckung und die erste Ausstellung des patagonischen Messingsalmlers, *Gymnocharacinus bergi*, in einem Schauaquarium. — Zool. Gart. N. F. 48 (2/3): 167—176.

Nuevo hallazgo y notas sobre *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae, Tetragonopterinae). — Rev. Biol. Uruguay 6 (1): 19—29.

Der schuppenlose Messingsalmler (*Gymnocharacinus bergii*) aus Patagonien. — Tetra Inf. 12 (41): 28.

Argentinische Notizen. Junge Sorubim-Welse *Pseudoplatystoma coruscans* im Norden Argentiniens. — Tetra Inf. 12 (41): 29.

Auf Fischjagd in den Urwäldern Ostperus. — Tetra Inf. 12 (44): 25—29.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1972 und der Brasilien-Peru-Expedition 1974: Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an einem Biotop des *Hemigrammus lunatus*, des *H. ocellifer*, der *Carnegiella strigata* und *C. marthae* (Pisces, Characidae-Gasteropelecidae) bei Iquitos (Ostperu). — Zool. Anz. 201 (1/2): 119—128.

Wissenschaftliche Ergebnisse des Forschungsaufenthaltes Dr. K. H. Lüling in Argentinien 1975: Über den Biotop des patagonischen Messingsalmlers *Gymnocharacinus bergii* (Pisces, Characidae). — Zool. Anz. 201 (5/6): 410—423.

Ein Hochzeitstanz in der Fotoküvette. — Aquar. Mag. 12 (2): 85.

Vor Ort gefangen und beobachtet: Streifenbuntbarsche. — Aquar. Mag. 12 (4): 204—207.

Giftapparate bei Reptilien und Fischen. — Das Aquarium 12 (108): 275—276.

Im Biotop von *Rivulus beniensis* bei Tingo Maria (Peru). — Das Aquarium 12 (109): 290—293.

1979

Ein Flußpirat aus Südamerika: *Hoplias malabaricus*. — Aquar. Mag. 13 (9): 438—440.

Auf den Spuren einiger Astyanax-Arten. — Aquar. Mag. 13 (12): 616—620.

Die Atmung der Schlangenkopffische. — Aquar. Mag. 13 (12): 625—626.

Die Lungenfische. — Die Neue Brehm-Bücherei 524, 88 S. (A. Ziemsen), Wittenberg-Lutherstadt.

Kurze Notiz über *Rivulus beniensis* (Pisces, Cyprinodontidae) in seinem natürlichen Lebensraum bei Tingo Maria (ost-andiner Hang in Peru). — Stud. Neotrop. Fauna Env. 14: 157—160.

Im Biotop von *Carnegiella strigata* und *Hemigrammus ocellifer*. — Das Aquarium 13 (121): 293—297.

Fische in temporären und in Kleingewässern der Provinz Buenos Aires I. — Aquar. Terrar. 26 (6): 210—212.

Fische in temporären und in Kleingewässern der Provinz Buenos Aires 2. — Aquar. Terrar. 26 (7): 246—249.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1974: Weitere Untersuchungen am Rio Magé-Roncador und seinen charakteristischen Fischen vor der Einmündung in die Bucht von Rio de Janeiro (Südostbrasilien). — Zool. Anz. 203 (1/2): 99—113.

Biotope von *Apistogramma borellii* (Regan, 1906) (Pisces, Cichlidae) in Südamerika. — DCG-Inf. 10 (12): 221—224.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1974: Weitere ichthyologische und gewässerkundliche Untersuchungen und Beobachtungen an der Yarina Cocha (mittlerer Ucayali, Ostperu). — Zool. Beitr. N. F. 24 (3): 417—436.

1980

Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1976: Kurze Notiz über das Vorkommen von *Bufo typhonius* (Bufonidae) auf der Cordillera Azul (Peru). — Zool. Beitr. N. F. 25 (2): 163—168.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1976: Über einige Kleingewässer im Pachitea-Gebiet (Ostperu) als *Rivulus*-Biotop (Pisces, Cyprinodontidae) und ihr Fischinventar nebst einer kurzen Notiz über einige Fische im Sira-Gebirge und Rio Llullapichis. — Zool. Beitr. N. F. 25 (2): 169—190.

Wissenschaftliche Ergebnisse des Forschungsaufenthaltes Dr. K. H. Lüling in Argentinien 1975/76. II. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen 90—100 km östlich Corrientes (Rio Paraná, Prov. Corrientes, Argentinien). — Zool. Beitr. N. F. 26 (2): 249—285.

Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1970/71: Biotop, Begleitfauna und amphibische Lebensweise von *Synbranchus marmoratus* (Pisces, Synbranchidae) in Seitengewässern des mittleren Paraná (Argentinien). — Bonn. zool. Beitr. 31 (1/2): 111—143.

Im Kernland von *Cynolebias* in der argentinischen Provinz Entre Rios. — Tetra Inf. 15 (49): 30—34.

Der König der Fische. — Sielmanns Tierwelt 4 (1): 48—55.

Il Re dei Pesci (ital.). — (Mailand, Zeitschrift-Angabe fehlt, pp. 1731—1738).

Kalojen Kunigas (finn.). — (Helsinki, Zeitschrift-Angabe fehlt, pp. 25—31).

Das Fischparadies Yarina Cocha. Exkursion zum mittleren Ucayali in Ostperu. — Aquar. Mag. 14 (5): 248—254.

Am Biotop des *Cynolebias nonoiuliensis*. — Das Aquarium 14 (134): 394—396.

Biotope von *Aequidens* cf. *tetramerus* (Pisçes, Cichlidae) in Südamerika. — DCG-Inf. 11 (3): 41—48.

A look at the world. Entre Rios — Argentinian home of the *Cynolebias*. — Aquar. Dig. Intern. (27): 31—33.

1981

Wer den Wald zerstört, wird das Land zerstören. Amazoniens Fischwelt in akuter Gefahr. — Tetra Inf. 16 (54): 38—39.

Wissenschaftliche Ergebnisse des Forschungsaufenthaltes Dr. K. H. Lüling in Argentinien 1975/76. I. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an der Seenplatte von Guamini (südl. Prov. Buenos Aires, Argentinien). — Zool. Beitr. N. F. 27 (1): 1—24.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1978 und der Uruguay-Argentinien-Expedition 1979: Der Biotop von *Cynolebias nonoiuliensis* und *Cynolebias alexandri* und die von *Cynolebias nigripinnis* (Pisces, Cyprinodontidae) nebst Hinweisen auf charakteristische Fische in Nachbargewässern. — Zool. Beitr. N. F. 27 (2/3): 267—296.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Uruguay-Argentinien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1979. II. Über die Biotope von *Cynolebias viarius* und *Cynolebias melanotaenia* (Pisces, Cyprinodontidae) und ihre Begleitfische in Osturuguay. — Zool. Beitr. N. F. 27 (2/3): 297—311.

Ergebnisse der Argentinien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1978: Zwei unterschiedliche Fließwasserbiotope im Einzugsgebiet des mittleren Ucayali (Ostperu) und ihre Fische. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1/2): 167—182.

1982

Ein Verbreitungsgebiet von *Apistogramma borellii* liegt im Großen Paranábogen. — Aquar. Terrar. 29 (6): 192—197.

Nachgezüchtet: Fische aus Argentinien. — Das Aquarium 16 (155): 249—252.

Der Flaggenbuntbarsch, *Mesonauta festivum*, in Ostperu. — Tetra Inf. 17 (59): 5—6.

Die Lebensräume der Saisonfische *Cynolebias viarius* und *Cynolebias* (*Cynopoecilus*) *melanotaenia* in Ost-Uruguay. — Tetra-Inf. 17 (59): 7—10.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1979: Der Biotop von *Cynolebias nonoiuliensis* und *Cynolebias alexandri* und die von *Cynolebias nigripinnis* (Pisces, Cyprinodontidae) nebst Hinweisen auf charakteristische Fische in Nachbargewässern. — Zool. Beitr. N. F. 27 (2/3): 267—296.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Uruguay-Argentinien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1979. II. Über die Biotope von *Cynolebias viarius* und *Cynolebias melanotaenia* (Pisces, Cyprinodontidae) und ihre Begleitfische in Osturuguay. — Zool. Beitr. N. F. 27 (2/3): 297—311.

1983

Der Milchsee (Lacul Siutghiol) an der rumänischen Schwarzmeerküste bei Mamaia als Biotop einer Süßwasserpopulation der Seenadel (*Syngnathus nigrolineatus*) (Pisces, Syngnathidae). — Zool. Anz. 210 (3/4): 155—174.

Die Wiederentdeckung des Patagonischen Messingsalmlers *Gymnocharacinus bergii* und seine Lebensweise. — Nat. u. Mus. 113 (4): 112—119.

Fließgewässer bei Pucallpa in Ostperu und ihre Fische. — Tetra Inf. 18 (62): 5—7.

Gepökelte Poeciliiden schwimmen im See. — TI Intern. 18 (63): 5—9.

1984

Auf der Suche nach der Krötenkopf-Schildkröte *Phrynops geoffroanus hilarii*. — Herpetofauna 6 (31): 12—14.

Auch der Skalar muß sich zu helfen wissen. — Das Aquarium 18 (179): 226—227.

Schreckhafte Räuber. Die Pflege der Hechtsalmler *Boulengerella* und *Ctenolucius*. — Aquar. Mag. 18 (2): 56—58.

Ökologie und Fischbestand einiger Bäche in Südost- und Ostbrasilien. Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K. H. Lüling 1974. — Bonn. zool. Beitr. 35 (1/3): 221—242.

Fischeier warten auf Regen. Über die Lebensweise der *Cynolebias*-Zahnkärpflinge in Südamerika. — TI Intern. 19 (66): 9—12.

Am Lebensraum zweier weniger bekannter *Corydoras*-Arten. *Corydoras ehrhardti* und *C. barbatus* in Südbrasilien. — TI Intern. 19 (67): 10—13.

Posthum erschienen:

1984

Die Schlangenhalsschildkröte *Hydromedusa tectifera* in ihrer Heimat. — Herpetofauna 6 (33): 28—31.

Ergebnisse der Südostbrasilien-Expeditionen Dr. K. H. Lüling 1980 und 1982. Der Biotop von *Rivulus luelingi* Seegers, 1984 (Pisces, Rivulinae) südwestlich von Joinville (Santa Catarina). — Bonn. zool. Beitr. 35 (4): 343—350.

Über einige bemerkenswerte Welse Amazoniens. — Nat. u. Mus. 114 (11): 323—327.

1985

Der Fang von *Rivulus limoncochae*, *R. peruanus* und *R.* spec. aff. *beniensis*, sowie einige Notizen über *Corydoras panda*. — DKG-Journal 17 (1): 1—9.

Der Guppy *Poecilia reticulata* in aller Welt. - TI Intern. 72: 15—17.

1986

Ein nicht gewünschter Zierfisch-Import aus der Umgebung von Rio de Janeiro. — TI Intern. 74: 12—14.

Der Riesenfächerfisch *Cynolebias nonoiuliensis* etwas abseits seiner Verwandten in der Provinz Buenos Aires. — TI Intern. 76: 5—6.

Der Texas-Kärpfling *Gambusia affinis* in aller Welt. — TI Intern. 78: 5—7.

K. Busse
Zoologisches Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 150—164,
D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 38	H. 4	S. 375—376	Bonn, November 1987

Buchbesprechungen

Friday, A. & D. S. Ingram (1986): *Cambridge-Enzyklopädie Biologie.* — 443 S., zahlreiche Abb., VCH, Weinheim.

Eine Enzyklopädie unter den Stichworten „Organismen", „Lebensräume" und „Evolution" in einem Band von diesem Umfang zusammenzustellen, ist angesichts der ungeheueren Stoffülle eine sehr schwierige Aufgabe, doch haben Herausgeber und Autoren dieses Ziel erreicht, da sie auf ein möglichst vollständiges Katalogisieren verzichteten und statt dessen vielmehr den hierarchischen Aufbau der belebten Welt betonen.

Zwar wird sich mancher Biologe die Ausweitung verschiedener Kapitel dringend wünschen, z. B. im Falle der „Ethologie und Soziobiologie", Nicht-Biologen, an die sich das Werk wohl vornehmlich wendet, mögen auch den Mangel an konkreten Beispielen im Kapitel „Meer als Lebensraum" beklagen, doch stehen diesem, in einer Enzyklopädie vielleicht nicht vermeidbaren Kritikpunkt mehrere positive Eigenschaften des Buches gegenüber: Der Text ist in der vorliegenden deutschen Übersetzung von A. Bogenrieder et al. gut lesbar und für den interessierten Laien verständlich, die Graphiken und das Bildmaterial sind von hervorragender Qualität und unterstützen das Textverständnis in hohem Maße, die empfohlene, weiterführende Literatur ist auch Fachfremden im allgemeinen zugänglich.

Das Buch enthält in seinem Teil I „Funktion und Organisation" einen hierarchisch aufgebauten Abriß der Phänomene des Lebens von der Struktur und Funktion der Zelle bis hin zu ökologischen Fragestellungen, wie sie z. B. im Zusammenhang mit Stoffkreisläufen relevant sind. Es werden dabei auch komplizierte Sachverhalte und neuere Ergebnisse, z. B. im Kapitel „Genetik" ohne verfälschende Simplifizierung verständlich dargestellt. Ebenso umfangreich (ca. 150 S.) ist der Teil II, welcher eine Auflistung der Lebensräume mit einer groben Analyse des dort vorherrschenden charakteristischen Artspektrums beinhaltet. Von Kartenmaterial und Graphiken unterstützt, erläutert der Text auch wichtige abiotische und biotische Faktoren, z. B. Klima, Produktivität oder Biomasse in globalem Maßstab. Gerade in diesem Kapitel wird der Leser angeregt, zum vertiefenden Studium auf speziellere Literatur zurückzugreifen.

Der ditte Teil „Evolution" hält sich nach einer sinnvollen und zweckmäßig gestalteten Einführung an den zeitlichen Ablauf der Evolution und schildert die Faunen und Florengeschichte der Erde. Da auch die Problematik der Rekonstruktion evolutionärer Vorgänge angesprochen wird, bleibt dem kritischen Benutzer der Enzyklopädie Raum für eine eigene Beurteilung.

Ein kurzgefaßter Überblick der Systematik aller Lebewesen mit einer knappen Charakteristik der großen Gruppen beschließt das Buch, nur noch gefolgt von einem umfangreichen Sachregister, sowie einem doppelten Gattungs- und Artverzeichnis der wissenschaftlichen und der trivalen Namen.

K.-R. Hasenkamp

Regös, J. (1987): *Die grüne Hölle — ein bedrohtes Paradies. Bericht aus dem Regenwald.* — 130 S., 64 Farbtaf. mit 147 Abb., 11 Zeichnungen im Text. Parey, Hamburg & Berlin.

Die Regenwälder der Erde faszinieren seit jeher durch ihre unermeßliche Vielfalt an Lebensformen. Der Autor hatte auf mehreren Reisen nach Costa Rica, Brasilien und Peru Gelegenheit, einen Einblick in diese Vielfalt zu gewinnen. Im ersten Teil des Buches berichtet er in einem anekdotenreichen Stil über seine Erlebnisse und Beobachtungen, die durch Farbfotos überschwenglich illustriert werden. Eingefügt sind Exkurse zu tropenökologischen Problemen, die dem Leser nach und nach einen Eindruck von der Komplexität des ökologischen Gefüges vermitteln.

Im zweiten Teil werden die drohende Vernichtung der Regenwälder und die davon ausgehenden Folgen eindringlich behandelt. Als Alternative zum gegenwärtigen Raubbau wird eine schonende, an ökologischen Erkenntnissen orientierte Nutzung der Wälder vorgeschlagen.

Das Buch enthält manchen Mangel im Detail, auch hätte sich der Papierverbrauch für dieses Werk durch normale Schriftgröße und eine etwas kritischere Bildauswahl mühelos auf die Hälfte reduzieren lassen. Doch ist das Engagement des Autors für eine gute und wichtige Sache deutlich zu spüren, und der Nicht-Fachmann wird sich in die persönlich gehaltenen Texte leichter einlesen und dabei manchen wichtigen Gedanken mitnehmen. Das von dem renommierten Tropenökologen H.-W. Koepcke verfaßte Vorwort jedenfalls läßt an Ernsthaftigkeit nichts zu wünschen übrig:

„Durch die Nutzbarmachung der tropischen Regenwälder werden etwa 20 % der Tier- und Pflanzenarten der Erde für immer ausgelöscht werden. Keine Macht der Welt wird sie wieder zu neuem Leben erwecken können. Es bahnt sich eine Katastrophe an, die nur mit dem Massensterben vor etwa 67 Millionen Jahren an der Wende der Kreidezeit zum Tertiär vergleichbar ist. Es ist zu erwarten, daß durch das Verschwinden der tropischen Wälder die Zusammensetzung der Atmosphäre verändert und das Großklima der Erde beeinflußt wird. Davon sind nicht nur ein paar Länder der Dritten Welt betroffen, sondern wir alle."

R. Hutterer

Ornithologen Kalender '88, *Jahrbuch für Vogelkunde und Vogelschutz.* Redaktion: E. Bezzel, H.-W. Helb, K. Witt. 288 S. Aula, Wiesbaden.

Eine Neuheit auf dem Markt mit einer Fülle brauchbarer Informationen wie Adressen, Fachzeitschriften, wichtige aktuelle Literatur, einige kleinere Abhandlungen aus der Feder von Fachleuten; der Kalender, Zugvogelkalender, die Monate im Vogeljahr und eine Beobachtungsliste runden das handliche Büchlein (14,5 x 10,5 cm) ab.

G. Rheinwald

Müller, G. (1987): *Schildkröten. Land-, Sumpf- und Wasserschildkröten im Terrarium.* 214 S., 76 Farbfotos und 28 Zeichnungen. Ulmer-Verlag, Stuttgart.

Das Buch fügt sich gut in die Reihe des Verlages, in der in vier bereits erschienenen Bänden die Amphibien und die Schlangen behandelt sind — ebenfalls unter dem Aspekt der Terrarienkunde. Etwa ein Viertel der Gesamtseitenzahl widmet sich allgemeinen Stichwörtern: Kurzeinführung in die Gruppe, Bestimmungsmerkmale, Haltung, Terrarium/Aquaterrarium, Zucht, Ernährung, Winterruhe, Krankheiten sowie gesetzliche Bestimmungen. Dieser Teil ist durch instruktive Zeichnungen illustriert.

Den Hauptteil des Buches bilden die „Artbeschreibungen", die jede Art nach Kennzeichen, Größe, Vorkommen und Lebensweise charakterisieren. Besondere Erwähnung verdient hier die jeweils folgende spezielle Literatur zu der betreffenden Art, an deren Zusammenstellung lt. Danksagung des Verfassers H.-D. Philippen großen Anteil hatte. Der ausführliche Artenteil wird illustriert durch einige Strichzeichnungen, die der klassischen Checkliste von Wermuth/Mertens entnommen sind, hauptsächlich aber durch durchweg gute bis sehr gute Farbfotos. Insgesamt ist das Werk sicher nicht nur für den Anfänger, sondern auch für den Fortgeschrittenen in Sachen Chelonologie von außerordentlichem Wert.

Nur eines ging schief: In seinem Geleitwort hatte Dr. Heinz Wermuth keinen Hehl aus seiner Abneigung gegen die Auftrennung etablierter, klassischer Gattungen gemacht und begrüßt, daß auch Gerhard Müller dieser Ansicht, sich auf die Differenzierung in Subgenera zu beschränken, folge. Nun hat Müller zwar bei Großgattungen wie z. B. *Geoemyda* oder *Testudo* die Arten in Untergattungen gebündelt und diese jeweils als Zwischentitel jedem Bündel vorangestellt, in der Bezeichnung der Arten jedoch den Subgenusnamen stets als vollen Gattungsnamen verwendet. Dieses schwere nomenklatorische Mißverständnis wird auch aus dem Register deutlich.

W. Böhme

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D 5300 Bonn 1.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.
— & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321—335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — Am. Mus. Novit. 2821: 1—25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

[English version in the next number]

Bonner zoologische Beiträge
Band 38, Heft 4, 1987

INHALT

Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Ökologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *S. coronatus* im Rheinland
J. Handwerk 273

Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like forms from Chile (Pisces: Galaxiidae)
K. Busse & H. Campos 299

Deux nouvelles espèces du genre *Hyphessobrycon* (Pisces, Ostariophysi, Characidae) du Paraguay: *H. guarani* n. sp. et *H. procerus* n. sp.
V. Mahnert & J. Géry 307

Acoustic communication in the genus *Lynx* (Mammalia: Felidae) — comparative survey and phylogenetic interpretation
G. Peters 315

Zum Eiablageverhalten von *Kristotomus triangulatorius* und *Monoblastus marginellus* (Hym.: Ichneumonidae)
K.-H. Lampe 331

Die Spanner der Gattungen *Spilopera* und *Pareclipsis* in Ostasien, mit Beschreibung einer neuen Art (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae)
D. Stüning 341

Karl Heinz Lüling (1913—1984) und seine Veröffentlichungen
K. Busse 361

Buchbesprechungen 375

SONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIAN
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
SONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIAN
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
ISONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIAN
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
ISONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIAN
LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
ISONIAN INSTITUTION LIBRARIES SMITHSONIAN

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

AMERICAN BINDERY EAST 1991

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3580